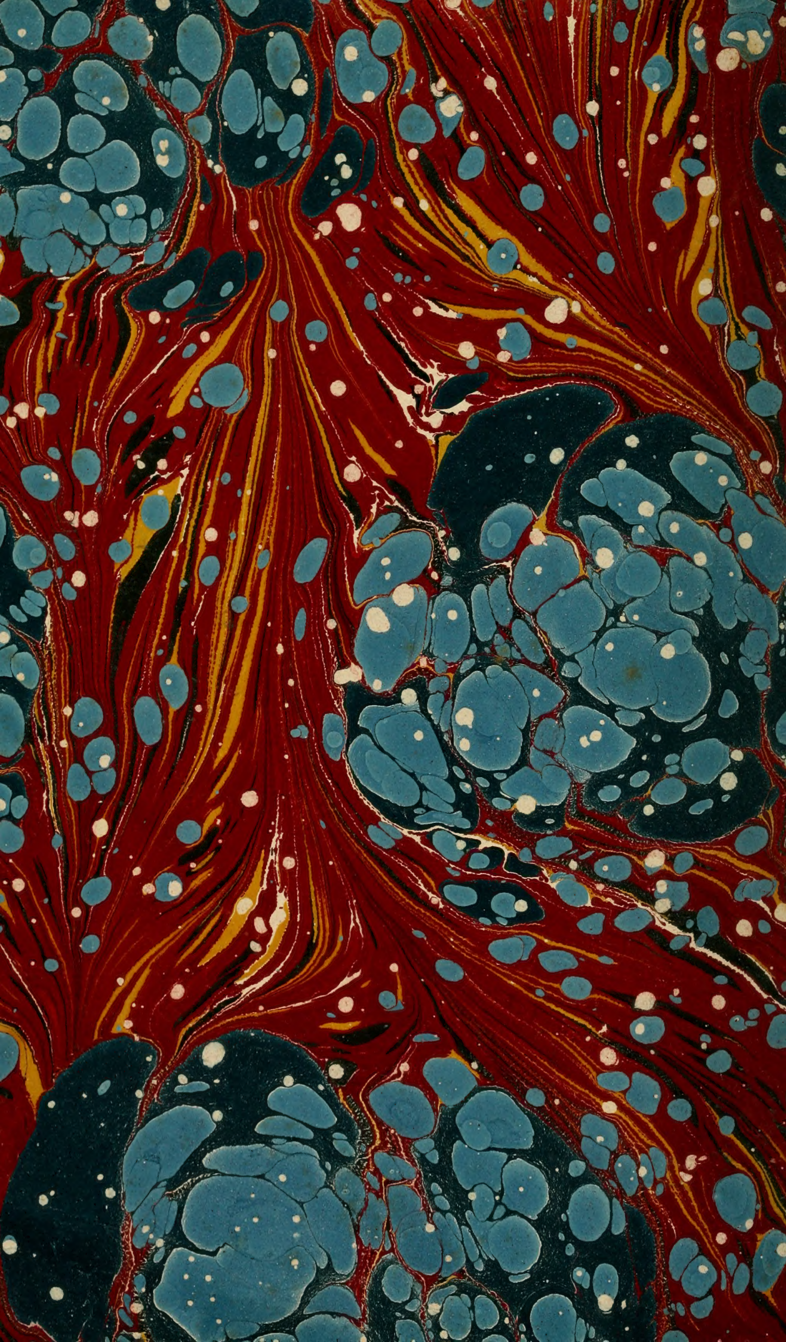
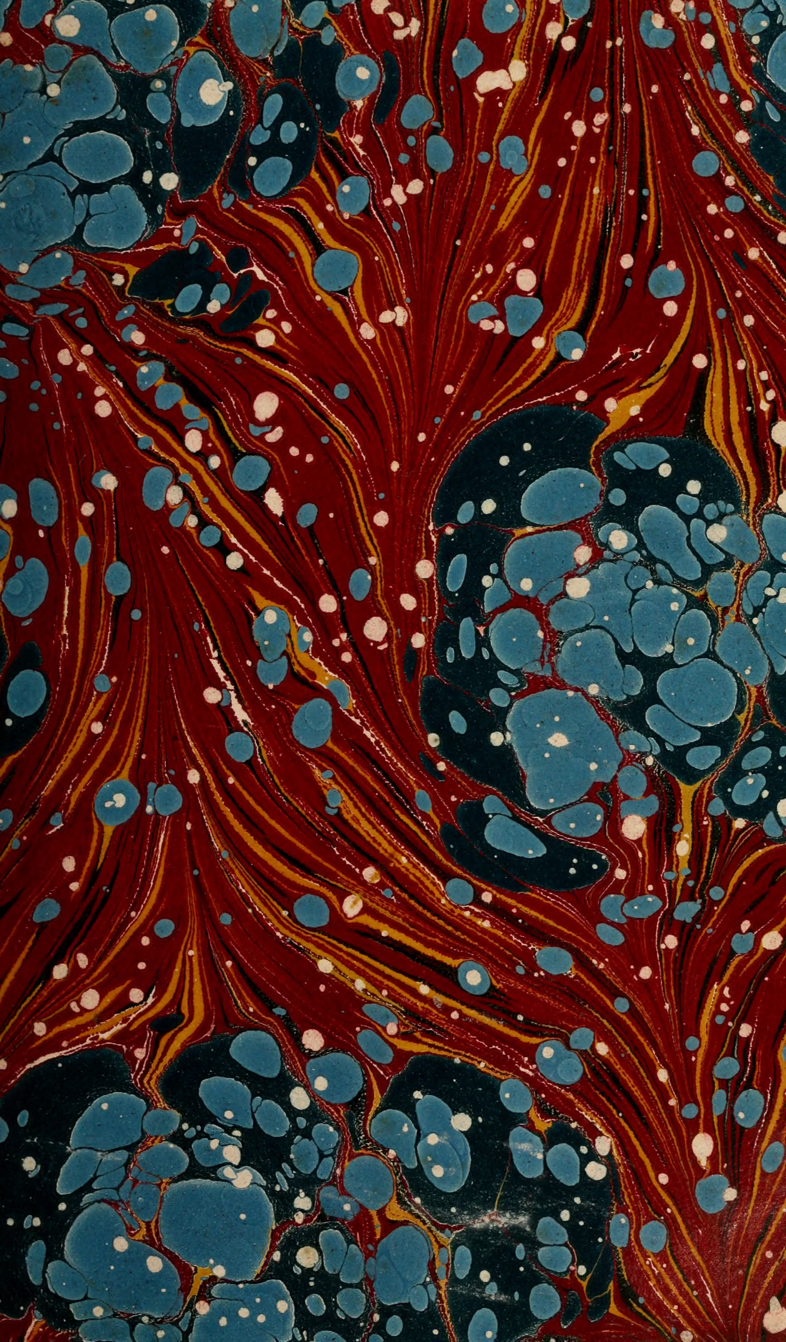






Archiv

für

Mikroskopische Anatomie

herausgegeben

von

v. la Valette St. George in Bonn

und

W. Waldeyer in Strassburg.

Fortsetzung von Max Schultze's Archiv für mikroskopische Anatomie.



Fünfundzwanzigster Band.

Mit 27 Tafeln und 3 Holzschnitten.

Bonn

Verlag von Max Cohen & Sohn (Fr. Cohen)

1885.

Inhalt.

Untersuchungen über den Bau der Iris des Menschen und der Wirbelthiere.

Von

Dr. **J. Koganeï**,

Assistenten am anatomischen Institute zu Berlin.

Hierzu Tafel I.

Es liegt nicht in meiner Absicht mit der historischen Entwickelung der Anschauungen und Probleme über die Iris mich zu beschäftigen, da wir schon von C. Faber: „Der Bau der Iris des Menschen und der Wirbelthiere. Leipzig 1876" eine ausführliche diesbezügliche Darstellung besitzen. Ich verweise daher auf die genannte Monographie und beschränke mich nur auf die hauptsächlichste und neueste Literatur.

Ausser der menschlichen Iris, um welche meine Untersuchung sich hauptsächlich dreht, wurden folgende Thiere berücksichtigt: Gorilla, Orang-Utang, Hund, Katze, Kaninchen (dunkles und albinotisches), Meerschweinchen, Ratte und Maus (dunkle und albinotische), Schwein, Rind, Pferd, Fischotter, Iltis, — Huhn, Taube, Schwalbe, Ente, Strauss, — Eidechse, Tropidonotus natrix, Coluber spec., — Alligator spec., Frosch, Triton cristatus, — Hecht, Karpfen, Stör, Heptanchus (Notidanus) cinereus, Carcharias glaucus, Scyllium catulus.

Von vorneherein möchte ich ausdrücklich bemerken, dass die Struktur der Iris je nach den Species ausserordentliche Mannigfaltigkeit zeigt, so dass man fehlgehen würde, wenn man die Befunde an der Iris eines Säugethieres auf den Menschen oder ein anderes Thier übertragen wollte oder, ehe eine genügende An-

zahl von Thieren untersucht ist, allgemeine für die ganze Wirbelthierreihe oder auch nur einzelne Gruppen der Wirbelthiere giltige Regel aufstellen wollte.

Als Erhärtungsflüssigkeit dienten: concentrirte Sublimatlösung, 10 % Salpetersäure, verdünnte Chromsäure ($^1/_{40}$ — $^1/_{20}$ %) und Müller'sche Flüssigkeit; in vielen Beziehungen ist die letztere vorzuziehen. Einfache Alkoholhärtung ist wegen der stark schrumpfenden Wirkung abzurathen. Die Ueberosmiumsäure erwies sich weniger geeignet, da die braune Färbung mit der eigenen braunen Farbe der Iris zusammen keine klaren Bilder geben kann. Es ist nicht möglich durch alle diese Mittel der Iris eine gut schnittfähige Consistenz zu geben in Folge der lockeren schwammigen Beschaffenheit der Membran. Deshalb wurde die Iris auf gewöhnliche Weise mit Celloidin oder Paraffin durchtränkt, in die betreffende Masse eingebettet und dann auf feuchtem resp. trocknem Wege geschnitten. — Die Färbung der einzelnen Schnitte geschah in Haematoxylin, Beale'schem Carmin, Picrocarmin u. a.; ferner wurde die Doppelfärbung mit Haematoxylin und Eosin mit gutem Erfolg angewendet. Auch die Massenfärbung ist in unserm Falle ganz gut anwendbar, was für das Trockenschnitt-Verfahren angenehmer ist. Ausserdem wurden die Zerzupfung und das Abblättern der Iris vielfach ausgeführt. Die Iris in mehr als zwei vollständige Lamellen zu spalten ist mir nicht gelungen; durch die Entfernung der Blutgefässe und Gewebsfäden, die an der einen oder der andern Lamelle haften geblieben sind, mit einer feinen Pincette kann diesen Lamellen jedoch eine genügende Dünnheit gegeben werden. — Die speciellen Herstellungsweisen von Präparaten zu bestimmten Zwecken sollen an den betreffenden Orten angegeben werden.

Das grösste Hinderniss für die Erforschung der Iris ist das auf und in derselben in wechselnder Menge vorhandene Pigment. Der Versuch, dasselbe vorab zu beseitigen, liegt also auf der Hand. Die bei gewissen Thieren (Kaninchen, Ratten, Mäusen) vorkommende Anomalie des Pigmentmangels liefert natürlich sehr werthvolle Objecte; bei anderen Thieren und Menschen kommt aber bekanntlich ein solcher Zustand gar nicht oder nur selten vor. Es musste daher hier zu künstlicher Entfärbung geschritten werden. Chlorwasser bleicht die Iris in 24 Stunden fast vollkommen; allein das Gewebe erleidet zugleich so starke Zerstörung, dass es ein-

fach nicht weiter brauchbar ist. Vollkommen kann also damit unser Zweck nicht erreicht werden.

Wenn man aber das Chlorwasser nur so lange einwirken lässt, bis das Pigment einen hellbraunen Ton annimmt, was schon nach einer bis einigen Stunden geschieht (es hängt sehr von der Frische des Chlorwassers ab), dann ist die Veränderung des Gewebes nicht so erheblich. Dieser Gewinn wird jedoch wieder vermindert dadurch, dass die so behandelte Iris sehr schlecht Farbstoffe aufnimmt. Der Vortheil ist also im Ganzen ein beschränkter. Mit dem neuerdings in die Technik eingeführten Wasserstoffsuperoxyd[1]) ist auch nicht mehr zu erreichen; vielleicht ist die Wirkung desselben etwas schwächer als die des Chlorwassers. — Ein sehr brauchbares Verfahren, welches stets ausgeführt werden muss, wenn es sich nicht um die Untersuchung des Pigmentepithels selbst handelt, ist die Entfernung desselben mittelst eines feinen Pinsels. Dies geschieht meistens ohne Schwierigkeit, besonders bei der in Müller'scher Flüssigkeit längere Zeit gelegenen Iris. Die Störung durch die in der Irissubstanz selbst gelegenen Pigmentmassen, die besonders bei Menschen grossen individuellen Schwankungen unterworfen sind, ist nicht beträchtlich, wenn man nach möglichst wenig pigmentirten Iriden sucht. Durch eine erhebliche Menge dieses Pigments kann die Iris mancher Thiere fast unbrauchbar für die Untersuchung werden, wie z. B. die Iris der Ringelnatter.

Ich beginne meine Schilderung mit dem bindegewebigen, richtiger mesoblastischen Theil (nach der Schwalbe'schen Eintheilung) der Iris.

I. Pars mesoblastica iridis.

In diesem Theile der Iris kommen vor: Muskeln, als Sphincter und Dilatator pupillae und Bindegewebe mit Blutgefässen und Nerven. Innerhalb der bindegewebigen Abtheilung lassen sich wieder unterscheiden: das Endothel der vorderen Irisfläche und das Stroma der Autoren. Das Irisstroma kann man wiederum eintheilen in die vordere Grenzschicht und das Irisstroma im engeren Sinne oder die gefässhaltige Schicht, wenn man nur festhält, dass die Grenze dieser beiden Schichten

1) Unna, Monatshefte für pract. Dermatol. 1883. p. 31—32. Solger, Centralbl. f. med. W. 1883. p. 177.

keineswegs scharf ist und die Struktur der einen nur eine etwas modificirte Form der anderen darstellt. Darauf folgt die nicht constante Schicht des M. dilatator. Endlich kommt die hintere Begrenzungshaut, die, wie die Glaslamelle der Choroidea, nicht dem epithelialen Theil, sondern wohl der Pars mesoblastica zuzurechnen ist. Somit lässt sich die Pars mesoblastica iridis am zweckmässigsten in folgende Schichten eintheilen:

1) Endothel der vorderen Fläche.
2) Irisstroma.
   a. Vordere Begrenzungsschicht.
   b. Gefässschicht.
3) Schicht des M. dilatator pup.
4) Hintere Begrenzungshaut.

1) Das Endothel der vorderen Fläche.

Die vordere Fläche der Iris (des Menschen) ist von einem Endothel überzogen, welches mit dem Endothel der hinteren Fläche der Cornea im Iriswinkel zusammentrifft und die Balken des Lig. pectinatum umscheidet. Es gelingt leicht durch Behandlung mit Arg. nitric. das bekannte Bild der Endothelien darzustellen. Dabei kommt es nur darauf an, dass jede Zerrung vermieden wird, was man am besten auf folgende Weise erreichen kann: Ein genügend frischer Bulbus wird auf den hinteren Pol gelegt und auf irgend eine Weise fixirt; dann wird die Hornhaut vorsichtig ausgeschnitten, so dass die Iris in ihrer ganzen Ausdehnung freiliegt. Die Iris bleibt wie in einem Rahmen ausgespannt in ihrer Lage; jetzt wird mit einer Pipette eine $^1/_4$% Silberlösung auf dieselbe geträufelt, so lange bis sie genug versilbert ist. Dann wird die Iris vorsichtig ausgeschnitten und in toto angesehen. Der Versuch, etwa noch bessere Bilder durch Abblätterung der Iris zu erhalten, ist mir nicht gelungen; die Zerrung ist so gross, dass das Endothelbild dadurch vollständig verdorben wird. Wenn man eine recht wenig pigmentirte Iris nimmt, so kann man bei dem oben beschriebenen Verfahren die Zellgrenzen als schwarze Linien in unregelmässig polygonaler Form deutlich erkennen.

Viel bessere Bilder des versilberten Endothels liefert die Iris des albinotischen Kaninchens oder der albinotischen Ratte oder Maus, welche letztere wegen der Dünnheit besonders zu empfehlen

ist. Das Bild erinnert sehr an das, welches man von der hinteren Fläche der Cornea erhält. Die nachträgliche Färbung solcher Präparate ist nur bei der dünnen Iris von Ratte und Maus möglich.

Auf diese Weise kann man constatiren, dass das Endothel einen continuirlichen Ueberzug der vorderen Fläche der Iris darstellt. Die Angabe Schwalbe's[1]) finde ich damit vollkommen bestätigt, jedoch unter der Voraussetzung, dass es sich um jüngere menschliche Individuen, oder um Thiere handelt, während das Endothel bei älteren Menschen in eigenthümlicher Weise Unterbrechungen erleidet. In der Pupillarzone[2]) der Iris nämlich bilden sich im höheren Alter unregelmässig netzförmige Falten und Vertiefungen, die bei der kindlichen Iris nicht vorhanden sind, wie man macroscopisch sofort erkennen kann. In diesen Vertiefungen fehlt das Endothel; hier liegt also das Irisstroma bloss. Auf der Höhe der Falten findet man allerdings noch Endothelreste, jedoch erheblich verändert, was aus der Unregelmässigkeit der Silberlinien zu erkennen ist. Diese Veränderung der Iris im höheren Alter wird wahrscheinlich bedingt durch die fortwährende Contraction und Erschlaffung des Sphincter pup., wobei die Pupillarzone, die fast genau der Breite des Sphincter entspricht, am meisten den Zerrungen ausgesetzt ist. Die Silberbehandlung wurde schon von J. Arnold[3]) geübt, hat aber nicht zum richtigen Resultate geführt; Michel[4]) konnte damit beim albinotischen Kaninchen das Endothel auf das deutlichste nachweisen.

Auch ohne Silberbehandlung — und es ist dies sehr wünschenswerth, um die einzelnen Endothelzellen genauer kennen zu lernen — kann man das Endothel einigermassen sichtbar machen.

Sehr günstig dazu ist die Vogeliris, die ein sehr lockeres Gefüge hat und deshalb bei einiger Mühe das Endothel von seiner Unterlage ablösen lässt.

Bei der menschlichen Iris gelingt es gleichfalls, wenn auch

---

1) Lehrb. d. Anat. d. Sinnesorgane. 1883. p. 202.

2) Die Grenze der Pupillar- und Ciliarzone ist bei der Iris des Menschen und des Gorilla durch ein zackiges kreisförmiges Leistchen markirt, während in der Iris anderer von mir untersuchten Thiere dieses Leistchen vollständig fehlt; es wird also diese Eintheilung auf Thiere nicht ohne Weiteres übertragbar sein.

3) Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. XXVII. p. 366. 1863.

4) Arch. f. Ophthalmol. XXVII. 2. Abth. p. 194. 1881.

noch mühsamer, die vordere Grenzschicht mit dem Endothel abzuziehen. Auch an Durchschnitten kann man von der Existenz des Endothels sich überzeugen. Aus solchen Präparaten geht hervor, dass das Endothel aus unregelmässig polygonalen platten Zellen besteht mit rundlichen oder ovalen Kernen. Die Zellsubstanz ist nicht ganz homogen, sondern gewöhnlich fein granulirt, enthält aber niemals Pigmentkörnchen. Das Irisendothel zeigt also keine Eigenthümlichkeiten, gleicht vielmehr in allen Beziehungen den Endothelzellen auf der hintern Fläche der Cornea.

Dass das Endothel der vordern Irisfläche schwerer darzulegen ist als das der hintern Fläche der Cornea, lässt sich wohl erklären, ausser der allgemeinen Behinderung der Untersuchung der Iris durch das Pigment, aus der weichen zerreisslichen Beschaffenheit der Unterlage, wodurch bei der Manipulation dasselbe allzuleicht Beschädigungen ausgesetzt ist.

Die verschiedensten Meinungen der Autoren über diesen Punkt müssen wohl auf diesen Grund zurückgeführt werden. Oft findet man überhaupt kein Endothel, indem es vorher in der etwa angewendeten Müller'schen Flüssigkeit fortmacerirt oder in irgend einer Weise abgegangen war; gewöhnlich sind doch hie und da mehr oder weniger stark veränderte Endothelreste nachweisbar.

Dieselben wurden von den Einen in etwas anderem Zustande beobachtet als von Andern, wie aus den verschiedenen Beschreibungen, deren hauptsächlichste hier folgen mögen, einzusehen ist. Henle[1]), mit dessen Darstellung unsere Erfahrungen am besten stimmen, schreibt nur den Augen von Kindern und Säugethieren eine einfache aus platten eckigen Zellen, die denen des Endothels der hinteren Corneafläche gleichen, zusammengesetzte Endothellage zu, während er sich beim erwachsenen Menschen von der Existenz eines regelmässigen Endothelbelags nicht überzeugen konnte. Merkel[2]) konnte gleichfalls das vordere Endothel nur bei einzelnen Säugethieren, wie Hund, Kaninchen finden; die von ihm untersuchten menschlichen Irides besassen kein vorderes Endothel. Nach J. Arnold[3]) besteht der Endothelüberzug beim Kaninchen wie auch beim Menschen aus unregelmässig geformten

1) Handb. d. Anat. II. Bd. p. 660. 1875.
2) Zeitschr. f. rat. Med. 3. R. 31. Bd. p. 163. 1867.
3) l. c. p. 366.

eckigen dachziegelförmig geschichteten Plättchen mit deutlichen Kernen und breitet sich über die ganze vordere Irisfläche in ununterbrochenem Zusammenhang aus. Damit stimmt im Allgemeinen die Darstellung Faber's[1]) überein; nach ihm verliert sich aber die dachziegelförmige Anordnung gegen den Pupillarrand hin, wo die Zellen einfach aneinander gelagert sind. v. Luschka[2]) hat eckige und rundliche häufig kernlose Plättchen in mehreren Lagen gesehen; Kölliker[3]) mehr rundliche, bedeutend abgeplattete Zellen in einfacher Lage; Iwanoff[4]) bezeichnet die Zellen kleiner als die der Descemet'schen Haut, körnig, nicht so ausgeprägt sechswinklig und sich nicht so scharf von einander abgrenzend wie das Endothel der Descemet'schen Haut. Michel[5]) spricht von einem „Endothelhäutchen" und dies sei an verschiedenen Stellen mehr oder minder stark granulirt und mit Kernen besetzt, die in ziemlich unregelmässiger Weise sich vertheilt zeigen, und deren Form eine wechselnde sei, bald mehr rundliche, bald leicht elliptische.

2) Das Irisstroma.

Dasselbe besteht aus Bindegewebsfasern und Zellen. Die Bindegewebsfasern sind von äusserster Feinheit, wie die gewöhnlichen Bindegewebsfibrillen, haben mehr oder weniger ausgeprägte bündelweise Anordnung in sehr verschieden starker Ausbildung bei verschiedenen Geschöpfen.

Die Zellen kommen in den mannigfaltigsten Formen vor; Faber[6]) fasst alle Zellen zusammen und unterscheidet keine besondere Arten, wie aus folgenden Worten zu ersehen ist: „Die Gestalt der Zellen des Irisstroma ist sehr mannigfaltig und zeigt alle möglichen Uebergänge von der rundlichen, Lymphkörperchen-ähnlichen zu der sternförmigen oder mit verästelten Ausläufern versehenen Zelle (apolare, bipolare, multipolare Formen)". Michel[7]) unter-

---

1) l. c.
2) Die Struktur der serösen Häute. Tübingen. 1851. p. 40.
3) Gewebelehre. 1867. p. 663.
4) Handb. d. ges. Augenheilkunde. Bd. I. p. 281.
5) Die histolog. Struktur d. Irisstroma. 1875. p. 10.
6) l. c. p. 30.
7) Arch. f. Ophthalm. 27. Bd. 2. Abth. 1881.

scheidet deren drei Hauptformen: 1. Faser-, Spinn- oder Sternzellen. Als Faserzellen bezeichnet er spindelförmige Zellen von wechselnder Länge, deren Fortsätze auch gespalten sein können. Ist nun eine Verbreiterung der Zellen vorhanden und sind zahlreiche Ausläufer von verschiedener Länge sichtbar, so sind dies die Uebergänge zu Spinnzellen bis zu ausgesprochenen Sternzellen. Sie haben nur einen Kern oder mehrere (2—5). Sowohl Zellenleib als die Ausläufer können Pigmentkörnchen aufweisen. 2. Zellplatten, platte rundliche oder mehr ovale Zellen mit unregelmässigen Contouren und auch spärlichen kurzen Ausläufern. Uebergänge zu den Spinn- und Sternzellen sind in reichlicher Weise vorhanden. 3. Lymphoidzellen.

Nach meiner Untersuchung möchte ich den scheinbar wirr aussehenden Zellencomplex in vier jede durch gewisse Charaktere gekennzeichnete Abtheilungen bringen, die nicht miteinander durch Uebergangsformen verbunden sind. Zunächst kommen, wie im andern Bindegewebe, die fixen platten Bindegewebszellen ganz gewöhnlicher Art vor; diese sind ganz platt, exquisit sternförmig mit ausserordentlich mannichfach verästelten Fortsätzen und einem rundlichen oder leicht ovalen, sich nur schwach färbenden Kern, worin als etwaige Kernkörperchen auffassbare Gebilde nicht erkennbar sind. Das Protoplasma ist sehr durchsichtig, schon wegen seiner Dünnheit, und dann auch der hellen glasartigen Beschaffenheit wegen; nur in der Umgebung des Kerns ist eine leichte feine Körnung nachweisbar; stets ist dasselbe frei von Pigmentkörnchen.

Um solche Zellen darzustellen, wurde einfach ein Stück Iris, nachdem es vorher erst in Haematoxylin und dann in Eosin gefärbt war, zerzupft, wofür ein längere Zeit in Müller'scher Flüssigkeit gelegenes Object sich besonders empfiehlt. Bei diesem immerhin rohen Verfahren werden die Fortsätze sehr oft mehr oder weniger vollständig abgerissen, und so sieht man neben den sternförmigen platten Bindegewebszellen sehr viele rundliche unregelmässig gestaltete platte Zellen, die höchst wahrscheinlich mit den Zellplatten Michel's identisch sind. Solche ihrer Fortsätze beraubten Zellen können sehr leicht mit den Endothelzellen der vorderen Fläche verwechselt werden; dies ist ganz einfach auszuschliessen, indem man zuerst die Iris in zwei Lamellen spaltet und bloss die hintere nimmt; ferner an Durchschnitten sieht man die platten Zellen an Ort und Stelle liegen, und sind sie dann un-

möglich mit den Endothelzellen der vorderen Fläche oder der Blutgefässe zu verwechseln.

In jedem Zerzupfungspräparate sowie an Durchschnitten sind zweitens die von Michel unter 1) beschriebenen polymorphen Zellen, und zwar in überwiegender Zahl zu sehen, welche durch allerlei Uebergangsformen von einer zur anderen continuirlich sich verfolgen lassen. Dieselben, die ich unter dem Namen Stromazellen zusammenfasse, sind gewöhnlich spindelförmig, seltener spinnenförmig [1]) mit einem ellipsoidischen, manchmal rundlichen, ausnahmsweise auch spindelförmigen Kern, welcher kleiner ist als der Kern der platten Bindegewebszellen und sich viel dunkler färbt, wodurch beide Formen ohne Schwierigkeit auseinander zu halten sind. Je nach den Species ist die Form der Stromazellen auch verschieden; Merkel [2]) hat schon auf die charakteristische Form der Stromazellen für verschiedene Thiere aufmerksam gemacht, wie wir weiter unten sehen werden. Die Fortsätze sind schlank, etwas hin- und hergebogen, von fast gleichmässiger Dicke, laufen meistens nicht in feine Spitzen aus, sondern haben mehr stumpfe Enden und treten nur verhältnissmässig selten mit anderen Fortsätzen in Verbindung; sie können, wenn auch nicht häufig, getheilt sein. Alle möglichen Uebergänge zwischen den beiden Formen, den spindel- und spinnenförmigen Zellen, sind denkbar, z. B. kann die Theilung eines oder mehrerer Fortsätze einer spindelförmigen Zelle bis zur Basis gehen u. s. w. — Die Stromazellen sind nun theils pigmentlos, theils pigmenthaltig.

Der Zellkörper sowohl, als die Fortsätze der pigmentfreien Zellen sind ziemlich stark granulirt. Man wird somit an eine Ehrlich'sche Mastzelle erinnert, wie denn auch Westphal [3]) beiläufig bemerkt, dass die Stromazellen den spindelförmigen Mastzellen bis in die kleinsten Einzelheiten gleichen; allein sie zeigen nicht die diesen specifische Reaction gegen Dahlia und deshalb schliesst er dieselben aus der Gruppe der Mastzellen aus, worin ich ihm beipflichte.

---

1) Es ist hier zweckmässiger, den Ausdruck „spinnenförmig" zu gebrauchen, als sternförmig, weil hierunter gewöhnlich eine Form wie die eben beschriebenen platten Bindegewebszellen mit vielfach verästelten Fortsätzen verstanden wird, was hier nicht der Fall ist.

2) l. c. p. 142.

3) Ueber Mastzellen. Dissert. Berl. 1880. p. 25.

Bei der Tinction mit Eosin bemerkt man auch keine Eigenthümlichkeiten gegenüber den anderen Zellen. Wohl wird man jedoch die pigmentfreien Stromazellen der Iris unter die Plasmazellen Waldeyer's einreihen können. Andererseits können sie auch eine gewisse Aehnlichkeit mit glatten Muskelfasern darbieten, wenn sie an ungenügend gefärbten Präparaten im Einschlussmedium aufgehellt worden sind und dadurch die Granulationen undeutlich geworden sind. Offenbar ist, wie es mir scheint, eine solche Verwechselung vorgekommen, wovon noch später die Rede sein soll.

In den pigmenthaltigen Stromazellen sind jene farblosen Körnchen durch braune Pigmentkörnchen von verschiedener Grösse und unregelmässiger Gestalt vertreten; diese lassen sich bei höheren Thieren nicht gut isoliren, sind vielmehr fester im Zellleibe resp. in den Fortsätzen zusammengehalten, und niemals so dunkel gefärbt wie die Körnchen des Pigmentepithels. Von den Vögeln abwärts verhalten sich dieselben ganz gleich wie diese letzteren Körnchen; mithin beruht der vorhin hervorgehobene Unterschied zwischen dem Pigment der Epithelzellen und dem der Stromazellen bei Säugethieren wohl nicht auf einer den Stromazellen eigenthümlichen Form des Pigments, sondern bloss auf einer gradweisen Verschiedenheit, einmal in der Farbennüance, das anderemal in dem Zusammenhange mit dem Zellprotoplasma. Der als hellerer Fleck erkennbare Kern ist stets pigmentfrei; um denselben ist manchmal eine stärkere Ansammlung von Pigmentkörnchen zu constatiren. Die Intensität der Pigmentirung, die bei Thieren für die einzelnen Species eine ziemliche Constanz aufweist, ist bei Menschen grossen individuellen Schwankungen unterworfen vom ganz lichtbraunen bis zum tief dunkelbraunen. In einer und derselben Iris ist es auch nicht immer gleich; man findet hellere und dunklere Zellen mit allen Zwischenstadien nebeneinander. Die verschiedenen Nuancen der Irisfarbe, von hell bläulich, bläulich grau an bis zum tief schwarzbraun, rühren zum grössten Theil von der verschiedenen Intensität der Pigmentirung der Stromazellen her, zum Theil auch davon, dass die Menge derselben mit der Sättigung der Farbe proportional zunimmt. In der blauen Iris sind fast alle Stromazellen vollkommen pigmentfrei; aber selbst bei dunkelster Färbung der Iris bleiben immer noch viele Zellen unpigmentirt. Aus dem Umstande, dass die Form und Gestalt aller dieser Zellen, der pigmentirten und nicht

pigmentirten, sehr ähnlich ist, dass die Menge der einen Gruppe in ergänzender Beziehung zu der der anderen bei den verschieden gefärbten Regenbogenhäuten steht und besonders, da auch Zwischenstadien nicht fehlen, darf man wohl schliessen, dass die Zellen der beiden Gruppen einer und derselben Art angehören und nur durch den Pigmentgehalt von einander sich unterscheiden; vielleicht sind also die Granulationen Vorstufen von Pigmentkörnchen. Uebrigens hat Michel den Unterschied der platten Bindegewebszellen und der Stromazellen wohl eingesehen, beide jedoch nicht scharf genug auseinandergehalten, indem er Uebergänge zwischen ihnen annimmt. Von Faber und vielen Anderen haben die Zellen der Iris überhaupt nur eine sehr wenig eingehende Beschreibung erfahren.

Die Zellen mit mehreren Kernen Michel's sind von mir nicht beobachtet worden weder bei den platten Bindegewebszellen noch bei den Stromazellen; jede hat stets nur einen Kern. Die freien Kerne oder Kerne mit einem geringen Protoplasmarest, die in jedem Zerzupfungspräparat vielfach gesehen werden, sind als verstümmelte platte Bindegewebs- oder Stromazellen aufzufassen.

Als dritte Art von Zellen enthält das Irisstroma Leucocyten-ähnliche Formen in wechselnder, doch gewöhnlich nur beschränkter Zahl. Der kugelige oder elliptische Zellleib zeigt feine gleichgrosse stark lichtbrechende, somit glänzend aussehende Körnchen, innerhalb derer bei der Färbung mit Hämatoxylin meist ein einziger, höchstens zwei verhältnissmässig kleine (etwa halb so gross wie die Kerne der Stromazellen) kuglige dunkelgefärbte Kerne hervortreten. Die Kerne liegen fast immer excentrisch, manchmal ganz dicht am Rande. Auffallend ist, dass die in Rede stehenden Zellen, nach der Vorschrift Westphal's[1]) in saurer Dahlialösung gefärbt, und in Alkohol entfärbt, den Farbstoff festhalten, während alle anderen Zellen sich vollkommen entfärben; danach müssten dieselben nach Westphal den echten Mastzellen zugezählt werden. Andere Formen der Leucocyten scheinen in der Iris nicht vorhanden zu sein.

Endlich kommen noch eigenthümliche, tief dunkel pigmentirte Zellen vor, die bisher vielfach als Pigmentklumpen beschrieben sind, aber durch Bleichung mit Chlorwasser oder Wasserstoff-

1) l. c. p. 18.

superoxyd als unzweifelhafte Zellen sich herausstellen, indem der sonst nur schwer sichtbare Kern als heller Fleck in der Mitte erscheint. Die Form dieser Zellen ist kuglig oder oval; die Grösse wechselt von der der Leucocyten bis zum Dreifachen derselben.

Diese in ihrer Natur durchaus unklaren Zellen, die als Klumpenzellen bezeichnet werden können, haben bei allen untersuchten Säugethieren nicht gefehlt und sind stets mit denen des Pigmentepithels gleich beschaffenen Pigmentkörnchen gesättigt, selbst in dem Falle, wo alle Stromazellen fast pigmentlos sind. Bei den übrigen Thieren kommen ebenfalls rundliche Pigmentzellen vor, die aber mehr den Stromazellen gleichen als den Klumpenzellen. Möglicherweise waltet auch bei Säugethieren, möge die Kluft zwischen beiden Zellformen äusserlich noch so gross erscheinen, doch nur ein quantitativer Unterschied ob, wenn wir uns an den Polymorphismus der Stromazellen in der Wirbelthierreihe erinnern, worauf weiter unten noch mehrfach zurückzukommen ist.

Nach der Besprechung der einzelnen Formelemente sind die Art und Weise der Anordnung und die Verhältnisse derselben in den beiden Schichten des Stroma zu betrachten. Ich fange mit dem Menschen an.

Die vordere Begrenzungsschicht der Autoren ist nichts weiter als ein etwas verdichteter Theil des Stroma in der Weise, dass die Stromazellen ungemein vorwiegen, während die Fasern so sehr zurücktreten, dass von Michel ihre Anwesenheit ganz und gar geläugnet worden ist, jedoch mit Unrecht, da stets zarte blasse Fasern zwischen den Zellen in mehr unregelmässiger Richtung hindurchziehen. Die Zellen, die öfters die Spinnenform aufweisen, als in der folgenden Schicht, liegen in 3—4 facher Lage dicht übereinander. Die Fortsätze laufen meistens der vorderen Irisfläche parallel nach verschiedenen Richtungen, so dass der eine Fortsatz mit den anderen sich vielfach kreuzt und auch wohl anastomotische Verbindungen eingegangen werden. Von der Fläche angesehen, bietet deshalb die vordere Grenzschicht ein dichtes Netzwerk dar, welches jedoch keine Aehnlichkeit mit reticulärem Bindegewebe, wie Michel es auffasst, besitzt. In den Maschen des Netzes sind wohl einzelne Leucocyten nachweisbar, doch nicht in dem Maasse, dass dadurch die Aehnlichkeit mit lymphatischem Gewebe begründet werden könnte. Behufs eines genaueren Studiums dieser

Verhältnisse habe ich sowohl abgezogene Stücke der vorderen Begrenzungshaut als auch feine Schnitte von Lymphdrüsen der Trypsin-Verdauung unterworfen, konnte aber bei den beiderlei aus dieser Procedur übrigbleibenden Fasergerüsten keine Aehnlichkeit entdecken. Wenn also Michel[1]) sagt: „Auf Flächenpräparaten erscheint daher ein reticulirtes Gewebe, welches die grösste Aehnlichkeit mit dem reticulirten Gewebe einer ausgepinselten Lymphdrüse beanspruchen darf," so vermag ich dem nicht zuzustimmen. — Die Klumpenzellen fehlen in dieser Schicht.

Auf der vorderen Fläche trägt die vordere Begrenzungsschicht das vorhin beschriebene Endothel, nach dem Pupillarrande zu geht sie gerade so weit wie das Endothel und hört ziemlich plötzlich auf, am Ciliarrande kommt sie unter allmäliger Auflockerung mit dem Lig. pectinatum zusammen, dessen Ausläufer, welche Kölliker[2]) bis zum Annulus iridis minor verfolgt haben will, noch eine kurze Strecke weit in dieselbe sich fortsetzen. Nach hinten geht sie ohne scharfe Grenze in die Gefässschicht über, indem die Zellen mehr auseinander rücken und in demselben Maasse die Fasern zunehmen.

Die Gefässschicht. Als Träger der Blutgefässe und Nerven bildet sie die Hauptmasse der Iris und zeichnet sich durch ihre lockere mit dem lockeren Bindegewebe vergleichbare Structur aus, wovon die weiche, compressible Beschaffenheit der Iris herrührt. Im Gebiete der Pupillarzone enthält diese Schicht den M. sphincter pupillae.

Die Art und Weise der Verästelung und die Vertheilung der Blutgefässe sind schon vielfach beschrieben und abgebildet worden, wie man in allen guten Handbüchern nachschlagen kann, so dass ich auf diese Verhältnisse nicht weiter eingehen will. Nur möchte ich hervorheben, dass die Arterien, wie von Brücke[3]) zuerst beschrieben, theils sich in wirkliche Capillaren auflösen, theils aber in feine noch nicht capillare Aeste, welche am Pupillarrande direct in Venen umbiegen. Die Bindegewebsfasern sind der Hauptmasse nach um die Blutgefässe, sowohl um die Arterien wie Venen und auch um die Nerven als mächtige eigenthümliche

1) l. c.
2) l. c. p. 662.
3) Anatom. Beschreibung des menschl. Augapfels. Berl. 1847. p. 16.

Adventitialschicht angehäuft, deren Dicke dem Durchmesser des betreffenden Blutgefässes oder Nerven proportional ist und fast das Doppelte des Gefäss- oder Nervendurchmessers beträgt. Die Adventitia besteht fast ausschliesslich aus Fasern, die hauptsächlich in der Richtung der Blutgefässe oder der Nerven verlaufen, wenn es auch an circulären Fasern nicht fehlt. Auf der Oberfläche der Adventitia liegen die hier meist spindelförmigen Stromazellen vornehmlich in der Längsrichtung in ziemlich regelmässiger Anordnung, können auch wohl mit einander verschmelzen und bilden eine unterbrochene zellige Scheide um die Adventitia, die lebhaft an das perivasculäre Zellengewebe Waldeyer's erinnert. Die Capillaren entbehren einer solchen adventitiellen Scheide. Eine nach innen von der Adventitia folgende Endothelscheide Michel's kann ich nicht bestätigen, vielmehr schliesst daran direct die schwach entwickelte Muscularis an, welche mehr longitudinale als circuläre Fasern enthält. Die von Hüttenbrenner[1]) beschriebenen, die Irisgefässe begleitenden longitudinalen Muskelfasern habe ich nirgends gesehen, es sind dies wahrscheinlich nicht pigmentirte Stromazellen gewesen; ebenso wenig die elastischen Fasern, wie ja auch Faber[2]) solche leugnet.

Die Zwischenräume zwischen den Gefässen und Nerven werden, wie bemerkt, ausgefüllt von einem sehr lockeren Bindegewebe, dessen Bündel vorzugsweise ebenfalls radiär verlaufen und grössere Lücken zwischen sich lassen, die nicht anders betrachtet werden können als Lymphlücken, und aus darin unregelmässig zerstreut sich findenden, doch im Allgemeinen nach den Bindegewebsfasern gerichteten Stromazellen.

Was die Vertheilung der Klumpenzellen betrifft, so zeigen dieselben ihre grösste Ansammlung in der Umgebung des Sphincter iridis und in diesem selbst, dann in geringerer Menge in der Nähe des Ciliarrandes; an anderen Stellen liegen sie nur vereinzelt. Michel hat dieselben genau beschrieben.

Das Gewebe der Gefässschicht geht am Ciliarrande in seiner hinteren Hälfte ohne scharfe Grenze in das des Corpus ciliare über; die vordere Hälfte wird dagegen von dem Maschengewebe des Iriswinkels eingenommen. Daraus erklärt sich, dass die Iris an dieser Stelle mit grosser Leichtigkeit sich ablöst; diese Stelle

1) Wiener Sitzungsberichte. Bd. 57. Abth. 1. 1868.

2) l. c. p. 32.

entspricht gerade dem Winkel zwischen den Proc. ciliares und der hinteren Irisfläche und ist als die natürliche ciliare Grenze der Iris zu betrachten. In der Pupillarzone streben die Bindegewebsfasern nach dem M. sphincter zu, mithin die in der mittleren Abtheilung der Gefässschicht befindlichen Fasern, nach dem peripheren Rande, die vorderen und die hinteren nach der vorderen resp. hinteren Fläche des Sphincter und verweben sich mit dem Bindegewebe zwischen den Muskelbündeln. Diese Anordnung der Fasern ist verständlich, wenn man sich vorstellt, dass der Zug des Sphincter bei seiner Contraction auf eine möglichst grosse Ausdehnung vertheilt werden muss. Nach der hinteren Fläche zu, welche in die Bildung der vom Ciliarrande bis zur Grenze der Pupillar- und Ciliarzone radiär verlaufenden Falten eingeht, verdichtet sich das Gewebe wieder, wenn auch nicht in dem Maasse, wie in der vorderen Grenzschicht; dieser etwas verdichtete direct die hintere Begrenzungshaut berührende Theil mit der Irismuskulatur zusammen ist von Faber[1]) als dritte Schicht des Irisstroma besonders beschrieben worden.

Ueber den M. sphincter pup. habe ich wenig zu bemerken, da er schon vielfach genaue und übereinstimmende Beschreibungen erfahren hat. Er nimmt die ganze Breite der Pupillarzone ein, liegt der hinteren Fläche der Iris näher als der vorderen. Je nach dem Contractionszustand soll der centrale Rand desselben entweder den Pupillarrand selbst bilden, richtiger das Endothel berühren, oder vom Pigmentepithel spornartig überragt werden. Die ihn zusammensetzenden glatten Muskelfasern sind durch schmale Bindegewebssepta in kleinere und grössere Bündel gesondert; nach Michel[2]) stammen diese Septa von der hinteren Begrenzungshaut; ich muss dieselben, wie bemerkt, von der Gefässschicht der Iris (Stroma iridis) ableiten.

Die Nerven der Iris habe ich nicht verfolgt.

Bei Thieren kehren in mehr oder weniger modificirter Weise dieselben Verhältnisse wieder. Diese Modification, die unter Umständen erheblich werden kann, besteht in geringerer oder grösserer Entwickelung des Bindegewebes, der Blutgefässe oder der Muskulatur. Der menschlichen Iris ist sehr nahe verwandt

1) l. c. p. 43.
2) l. c.

die Iris vom Gorilla und Orang-Utang, über welche deshalb gar nichts weiter bemerkt zu werden braucht.

Das Stroma der Kanincheniris unterscheidet sich fast nur durch die etwas stärkere Entwickelung der Bindegewebsfasern von der menschlichen. Nach Michel[1]) fehlt bei diesem Thiere die vordere Begrenzungsschicht (seine reticulirte Schicht) vollkommen; statt dessen erscheint ein Bindegewebe, welches [2]) aus zwei sich mattenartig regelmässig kreuzenden Faserlagen besteht. Nach meinen Erfahrungen ist die vordere verdichtete Schicht hier ebenso gut vorhanden wie beim Menschen und anderen Thieren; in Folge der stärkeren Ausbildung der Fasern überhaupt, sind diese auch in der Begrenzungsschicht zwischen den Zellen deutlicher ausgeprägt und ohne Mühe sichtbar, jedoch wohl nicht in solcher Regelmässigkeit wie Michel angiebt. Gerade die Iris des Kaninchens liefert uns ein gutes Beispiel, um zu zeigen, dass die vordere Begrenzungsschicht nicht als etwas Besonderes anzusehen sei, sondern nur eine modificirte Stromalage darstellt. Die Blutgefässe sind reichlich vorhanden und auch mit einer faserigen Adventitialscheide versehen wie beim Menschen. Es ist kaum nöthig zu bemerken, dass das Stromagewebe beim albinotischen Kaninchen sich ganz ebenso verhält, bloss das Pigment fehlt, nicht etwa der Träger desselben selbst, sondern die typischen Stromazellen sind ebenso reichlich neben den platten Bindegewebszellen vorhanden wie in der nicht albinotischen Iris und der Iris des Menschen. Nach Michel's Angaben sollen nur Zellplatten vorkommen.

Bei Ratten tritt die Entwickelung der Fasern sehr zurück und somit entfällt den reichlich vorhandenen Blutgefässen die Adventitia; um so mehr kommen die Stromazellen zum Vorschein, so dass bei nicht albinotischen Ratten die Durchschnitte, selbst die dünnsten, ganz dunkel aussehen. Der starke Sphincter bildet den wulstig verdickten Pupillarrand der dünnen Iris.

Die Iris der Fischotter hat einen colossal starken M. sphincter. Dieser nimmt ungefähr $^3/_4$ der ganzen Irisbreite und fast die ganze Dicke des Stroma ein; folglich bleibt bloss ein kleiner Platz für das Bindegewebe übrig. Diese geringe Menge Bindegewebe, von welchem dieser Platz und die vor und hinter dem Sphincter

1) l. c. p. 195. (Arch. f. Ophthalmol.).

2) Die histologische Structur d. Irisstroma. 1875.

gelegenen spaltförmigen Räume gefüllt sind, ist reich an Stromazellen und arm an Bindegewebsfasern wie bei der Ratte.

Die Iltisiris zeichnet sich durch die in reichlicher Menge vorhandenen, tief dunkel pigmentirten spinnenförmigen Stromazellen aus; ferner durch einen starken Sphincter, der fast $^2/_3$ der Irisbreite umfasst. — Aehnlichen Bau hat das Stromagewebe der Meerschweinchen- und Hundeiris; nur der Sphincter ist nicht so stark.

In der Iris der Katze, in welcher sowohl die Fasern als auch die Stromazellen in gleichem Verhältnisse vermehrt sind, erleiden die letzteren zum Theil eine eigenthümliche Modification. Der Zellleib der breitspindelförmigen oder rundlichen oder rechteckigen platten, manchmal mit mehr homogenen Fortsätzen versehenen Stromazellen ist aus feinen starren gelblich glänzenden Fäserchen zusammengesetzt, die stets einander parallel nach der längsten Axe der Zelle gerichtet sind. Der verhältnissmässig kleine kuglige sich dunkel färbende Kern liegt, von den Fäserchen eingeschlossen, in der Mitte. Diese Zellen, die die Hauptmenge der zelligen Elemente ausmachen, sind die, welche der Iris dieses Thiers den eigenthümlichen Goldglanz verleihen und den Tapetalzellen der Choroidea vollkommen homolog erscheinen, so dass man sie kaum von einander unterscheiden kann. Daneben sind ebenso reichlich vorhanden die nicht pigmentirten Stromazellen mit körnigem Protoplasma, und wenn das letztere Pigmentkörnchen aufnimmt, so entstehen daraus die eigentlichen pigmenthaltigen Stromazellen, wie man von den farblosen bis zu den ausgebildeten pigmenthaltigen Schritt für Schritt verfolgen kann; jedoch kommen vollkommen ausgebildete Pigmentzellen nur in der Minderzahl vor und sind grossen individuellen Schwankungen unterworfen. Uebrigens können auch in den Tapetalzellen der Iris Pigmentkörnchen auftreten, wodurch der Uebergang zu den Stromazellen hergestellt wird. Die übrigen als allgemeiner Bestandtheil vorhin angeführten Zellen fehlen selbstverständlich auch hier nicht. Die in mässiger Menge verbreiteten Blutgefässe haben ansehnliche Quer- und Längsmuskulatur, entbehren der eigenthümlichen Adventitialscheide, nicht aber der zelligen Scheide aus Stromazellen und Tapetalzellen. Die Fasern des ansehnlichen Sphincter sind durch stärkere Septa in einzelne Bündeln getrennt, die, in einer Reihe gestellt, über die halbe Breite der Iris sich erstrecken.

Die stärkste Entwickelung von Bindegewebsfasern erreicht die Iris vom Schwein, Rind und Pferd; dadurch geht die der Iris allgemein zukommende weiche, zerreissliche Beschaffenheit verloren. Im Gegentheil ist hier die Iris sehr derb und fest. Die Fasernbündel laufen in Zügen nach verschiedenen Richtungen, doch meistens von der vorderen Fläche schief nach der hinteren; deshalb vermag man hier die Iris nicht in Lamellen zu spalten. In der Pferdeiris bemerkt man ausserdem zahlreiche cirkuläre Fasern. Die vorwiegend spindelförmigen Stromazellen besitzen eine beträchtliche Länge und sind nach den verschiedensten Faserrichtungen gelegen. Der Sphincter beim Schwein und Rind erstreckt sich etwa bis zur Mitte der ganzen Irisbreite und besteht aus einzelnen kleinen Bündeln, welche durch eine grössere Menge Bindegewebe von einander getrennt in einer Reihe liegen wie bei der Katze. Beim Pferd liegen die Bündel dichter zusammen und nimmt der Muskel keine so grosse Ausdehnung ein. Michel[1]) macht bei der Iris des Schweins auf eine eigenthümliche Anordnung der Sphincterfasern aufmerksam; an einer mehr oder weniger nach aussen gelegenen Stelle constatirte er nämlich zunächst ein dichteres Zusammenliegen der Muskelelemente, als an anderen Stellen, und dann eine Kreuzung und Durchflechtung von Muskelbündeln fast in der ganzen Ausdehnung des Sphincter; daraus sucht er die querovale Form der Pupille des Schweins zu erklären. Anders fasst Eversbusch[2]) die Ursache der länglichen Pupille mit specieller Berücksichtigung des Pferdes auf. Während nämlich die Sphincterfasern den Langseiten der Pupille in parallelfaseriger Anordnung folgen, weisen an den Enden derselben solche nur die innersten Randbündel auf; die mittleren Fasern biegen sich unter gegenseitiger spitzwinkliger Durchkreuzung in radiärer Richtung um und verflechten sich vielfach mit den äussersten.

Die Iris der Vögel bietet in ihrem Stroma manche Eigenthümlichkeiten dar, welche die Aufmerksamkeit vieler Forscher erregt haben; namentlich zu erwähnen sind Krohn[3]), Dogiel[4]),

---

1) l. c. p. 18.

2) Zeitschr. f. vergl. Augenheilk. 1882.

3) Müller's Arch. 1837. p. 357.

4) Arch. f. mikrosk. Anat. 6. Bd. 1870. p. 89.

Grünhagen[1]), Faber[2]), Michel[3]) u. A., von denen wesentlich übereinstimmende Beschreibungen herrühren, zu denen ich wenig hinzuzufügen habe. Der ungemein stark entwickelte Sphincter besteht aus quergestreiften, öfters verästelten, nicht bündelweise, sondern einzeln ganz lose nebeneinander liegenden Fasern, ausgenommen beim Strauss, wo diese in Bündeln zusammentreten, von verschiedener Dicke und Länge, welche letztere wenigstens auf $^1/_4$ Kreis am Pupillarrande, wenn nicht länger, zu schätzen ist. Derselbe erstreckt sich auf die ganze Breite der Iris vom Pupillar- bis zum Ciliarrande in der Weise, dass die Fasern in der pupillaren Hälfte regelmässig circulär, dicht aneinander parallel laufen, nach dem Ciliarrande zu mehr auseinandergehen; es kommen schiefe Fasern hinzu, die unter sehr spitzen Winkeln sich kreuzen und zum Theil in die Dilatatorfasern sich umbiegen. Die Dicke der Fasern nimmt vom Pupillar- nach dem Ciliarrande allmälig zu. Michel[4]), dessen Untersuchung auf Buteo vulgaris und die Taube sich beziehen, meint, die Fasern seien in der Pupillarzone nur in einfacher Lage. Ich habe dieselben auch bei der Taube in mehreren 5—6fachen Lagen gefunden, deren Zahl ja nur von der Dicke und Grösse der Iris abhängig sein muss, weil der Durchmesser der Fasern, sowohl bei kleiner als bei grosser Iris, keine merkliche Differenz zeigt; ausserdem verhält sich der Pupillarrand sehr verschieden, dieser kann zugeschärft oder stumpf sein je nach den Species. Wegen der grossen Ausdehnung des Sphincter hat die Vogeliris eine sehr beschränkte Menge Bindegewebe, dessen Stromazellen bei der Ente, Taube und beim Huhn fast alle pigmentlos sind, bei der grossen Iris des Strauss in geringer Zahl und bei der Schwalbe meistens Pigment enthalten. Die oft zu Gesicht kommenden runden Pigmentzellen dürften eher den Stromazellen zugezählt werden als den Klumpenzellen. Die Blutgefässe finden ihre Verästelung in reichlicher Menge auf der vorderen Fläche des Sphincter und gehen nach Faber[5]) zum grossen Theil nicht zunächst in Capillaren, sondern unmittelbar in Venen über; die Adventitia fehlt ihnen.

---

1) Arch. f. mikr. Anat. 9. Bd. 1873. p. 286.

2) l. c. p. 69.

3) l. c. 4) l. c.

5) l. c. p. 69.

Die vorwiegend spinnenförmigen Stromazellen der Iris von Lacerta, Coluber natrix und vom Alligator sind sehr dunkel pigmentirt; hinsichtlich des Sphincter und der Blutgefässe verhält es sich bei den beiden ersteren sehr ähnlich wie bei den Vögeln. Die Sphincterfasern des Alligator zeichnen sich durch ihren dickeren Durchmesser aus und liegen nicht so dicht, sondern mehr getrennt durch grössere Bindegewebsmassen sich vom Pupillar- bis zum Ciliarrande erstreckend. Die grösseren mit den oft erwähnten Adventitialscheiden versehenen Blutgefässe verästeln sich in zwei durch eine zusammenhängende Lage Tapetalzellen von einander geschiedene Schichten, von denen die eine unmittelbar vor dem Sphincter und die andere dicht unter dem vorderen Endothel gelegen ist, so dass sie auf der vorderen Fläche wulstig hervorspringen.

Der Frosch- und Tritoniris scheinen die muskulösen Elemente (abgesehen von den Blutgsfässen) überhaupt zu fehlen; dies ist eine hochauffallende Erscheinung, die bis jetzt wenig Beachtung fand. Faber[1]) giebt bei Fröschen, Molchen etc. glatte Sphincterfasern an; beim Frosch glaubt er sogar auch radiäre Fasern wahrgenommen zu haben. Zwar tritt hier der Forschung das Hinderniss des Stromapigments, namentlich beim Frosch, besonders entgegen, doch möchte ich nach sorgfältiger Untersuchung das Vorkommen einer besonderen Irismuskulatur für die in Rede stehenden Thiere entschieden bestreiten.

Das Bindegewebe ist in Bezug auf Zellen reichlich entwickelt, die Blutgefässe ebenfalls; sie ragen beim Frosch auf die vordere Irisfläche hervor wie beim Alligator. Unter dem Endothel sind eine geringe Anzahl von Tapetalzellen zerstreut nachgewiesen.

Ganz in demselben Verhältniss steht die Iris vom Karpfen, Hecht und Stör; auch bei diesen fehlt der M. sphincter. Dagegen fand Faber[2]) bei Cyprinus barbus glatte Sphincterfasern, die sich sogar leichter isoliren liessen, als bei anderen Thieren, und Berger[3]) bei Huchen, Galeus, Chrysophrys und beim Thunfisch. Das wenig faserige Stroma zeichnet sich durch einen grossen Reichthum an Tapetalzellen aus, welche unter dem vorderen Endo-

1) l. c. p. 75.
2) l. c. p. 78.
3) Morpholog. Jahrb. 8. Bd. 1882. p. 133.

thel, durch eine dünne Lage Bindegewebe von diesem getrennt, sich zu einer oft beträchtlichen (Hecht) durchaus nicht scharf begrenzten Schicht zusammenhäufen, die der Fischiris den bekannten Silberglanz gibt und deswegen den Namen Lamina argentea erhielt. Die Tapetalzellen zeigen ganz ähnliche Form und Struktur wie die in der Katzeniris; sie bestehen nämlich aus feinen Fäserchen, welche bei durchfallendem Licht dunkel, bei auffallendem Licht hell aussehen und allgemein als Krystalle anerkannt worden sind. Der kleine kuglige Kern tritt bei der Färbung in jeder Tapetalzelle dunkel hervor. Im ganzen Stroma, auch wohl in der Lamina argentea selbst, kommen die pigmentirten Stromazellen in verschiedenster Gestalt von einfach kugliger bis zu einer exquisiten Sternform mit mannichfach verästelten Fortsätzen zerstreut vor, welche zu einer und derselben Zellform gehören und bloss als in verschiedenen Contractionsphasen, mit welcher Fähigkeit sie begabt sind, angetroffen betrachtet zu werden pflegen, wofür auch Berger[1]) spricht und wie es H. Virchow[2]) an den ähnlichen Zellen vom Processus falciformis des Lachses etc. mit grosser Klarheit dargelegt hat. Das Stroma ist ferner durch grossen Reichthum an Blutgefässen ausgezeichnet. Die Verästelung derselben findet in der Weise statt, dass ein arterieller Hauptast[3]) unweit vom Pupillarrande cirkulär verläuft, von welchem sowohl pupillarwärts als auch ciliarwärts und zwar nach letzterer Seite zahlreichere und grössere Aeste abgehen, die im Allgemeinen ebenfalls annähernd cirkuläre Richtung behalten. Diese Gefässe werden auf radiären Durchschnitten quer getroffen und so findet man an der pupillaren Seite grössere Lumina als an der ciliaren; daraus etwa auf eine Zunahme der Weite eines und desselben Gefässes nach dem pupillaren Rande hin zu schliessen (Faber[4]) und Berger[5])), beruht augenscheinlich auf einem Irrthum. Noch zu bemerken ist, dass der Iriswinkel von einem eigenthümlichen aus Endothelzellen bestehenden Gewebe gefüllt ist, welches bei näherer Betrachtung eine nicht geringe Menge Fasern enthält.

---

1) l. c. p. 132.

2) Beiträge z. vergl. Anat. des Auges. 1882. p. 79. Fig. 6.

3) Es soll damit nicht die typische Verästelungsweise der Arterien ausgedrückt sein, sondern nur das, was man an Durchschnitten trifft.

4) l. c. p. 77.

5) l. c. p. 132.

Dieses sogen. Ligamentum annulare ist nichts anders als das Lig. pectinatum iridis, in welchem die Zellen gegenüber den Fasern sehr zugenommen haben, so dass dadurch die Maschenräume mehr oder weniger vollständig zu Grunde gehen, wie es denn beim Karpfen eine compacte Masse bildet, während beim Hecht der Typus des Maschengewebes noch erhalten ist. Dasselbe setzt sich auf die vordere Irisfläche fort und geht schliesslich in den einschichtigen Endothelüberzug über. Beim Menschenhai (Carcharias glaucus) kehren die den Säugethieren und zwar dem Pferd, Rind etc. ähnlichen Verhältnisse wieder; das Stroma ist reich an Bindegewebe mit spindelförmigen langen Stromazellen, und dementsprechend treten die Blutgefässe zurück. Die Tapetalzellen fehlen. Der starke wulstige Sphincter besteht aus glatten Muskelfasern, gemischt mit zahlreichen pigmentirten Stromazellen. Eine gewissermassen Mittelstellung nimmt die Iris von Heptanchus cinereus und Scyllium catulus ein. Wie beim Karpfen u. A. fehlt der Iris von Heptanchus der Sphincter und hat dieselbe eine starke Lamina argentea, welche das Stroma in eine vordere und hintere Abtheilung bringt, von denen die vordere zellenreich und wenig faserig ist, die hintere dagegen Bindegewebsfasern in auffallender Stärke enthält. Die Iris von Scyllium ähnelt mehr der Iris von Carcharias, indem sie einen, wenn auch schwachen Sphincter besitzt und das Stroma mit reichlichen spindelförmigen Stromazellen versehen ist.

3) Die Schicht des M. dilatator pupillae ist derjenige Theil der Iris, welcher den grössten Variationen nach den verschiedenen Geschöpfen unterworfen ist, ja sie kann, wie es scheint sehr oft, vollkommen fehlen. Wenn der Dilatator aber einigermassen entwickelt ist, so nimmt er stets die Stelle zwischen dem Stroma und der hinteren Begrenzungshaut ein, und wenn er bis zum Ciliarrande sich erstreckt, hängt er niemals mit dem Ciliarmuskel zusammen. Die den Dilatator zusammensetzenden Elemente bieten keine Eigenthümlichkeiten dar gegenüber denen des Sphincter.

Beim Menschen muss ich einen M. dilatator im höchsten Grade bezweifeln. Schwalbe[1]) nimmt wohl einen solchen an, indem er schreibt: „Auf der vorderen Fläche der hinteren Be-

1) l. c.

grenzungshaut liegen hie und da radiär verlaufende glatte Muskelfasern auf." — Ebenso fehlt der Dilatator beim Gorilla, Orang-Utang, Hund, bei der Katze, beim Iltis, bei der Ratte, beim Meerschweinchen, Schwein, Rind und Pferd.

Die Iris des Kaninchens hat, wie von Grünhagen[1]) entdeckt wurde, einen schwachen, jedoch mit Sicherheit nachweisbaren Dilatator, den er freilich nicht als solchen, sondern als einen Theil des Sphincter anerkennt und Insertionsbündel desselben nennt (vergl. unten). Wenn wir zunächst das Physiologische bei Seite lassen, so treten die glatten Muskelfasern aus dem peripheren Rande und aus dem diesem sich anschliessenden Theil der hinteren Fläche des M. sphincter in radiärer Richtung aus und legen sich sofort an die hintere Begrenzungshaut an, bilden in der nächsten Umgebung des Sphincter eine continuirliche Schicht, kommen aber allmählig bündelweise auseinander und etwa in der Mitte der Irisbreite hören sie ganz auf.

In der Iris der Fischotter wird man fast überrascht von einem colossal starken Dilatator, der nicht nur eine continuirliche Schicht bis zum Ciliarrande bildet, sondern auch eine beträchtliche Dicke hat, ja in der Nähe des Ciliarrandes fast die ganze Dicke des Stroma einnimmt und mit dem Sphincter den grössten Theil der Irissubstanz ausmacht. Derselbe fängt unweit vom Pupillarrande mit einer geringen Zahl von glatten Muskelfasern an, welche aus dem Sphincter bündelweise heraustreten, nimmt allmählig an Dicke zu durch immer neuen Zuschuss von Fasern aus dem Sphincter, erreicht am peripheren Rande des Sphincter, welcher, wie oben bemerkt $^3/_4$ der ganzen Irisbreite einnimmt, seine höchste Dicke, indem er hier die letzten Bündel von Fasern auf einmal in grösserer Menge erhält. Nachdem er das übrig bleibende $^1/_4$ der Irisbreite in ungefähr derselben Dicke zurückgelegt hat, hört er am Ciliarrande auf; es ist hier keine Veränderung des Gewebes nachweisbar, die etwa als Ansatz oder vielmehr als Ursprungsmarke angesehen werden könnte. Ein Theil von Bündeln nimmt vorher eine kleine Strecke die cirkuläre Richtung an.

1) Zeitschr. f. ration. Med. 3. R. Bd. 31. 1868. p. 403. Zwar hat Kölliker bereits vor Grünhagen einen Dilatator Iridis beim Kaninchen beschrieben, doch ist hier, s. w. u., eine Verwechslung mit der hinteren Begrenzungshaut als möglich anzunehmen.

Das Vorkommen von radiär verlaufenden quergestreiften Muskelfasern in der Iris von Vögeln ist von den Meisten, wie von Kölliker[1]), H. Müller[2]), Hüttenbrenner[3]), Dogiel[4]), Faber[5]) u. A. anerkannt, selbst von Grünhagen wurde es zugegeben; somit darf man dasselbe wohl als eine allgemein giltige Regel ansehen. Auffallend ist, dass Michel[6]) die radiären Fasern bei Buteo vulgaris und bei der Taube nirgends entdecken konnte; deshalb möchte ich hervorheben, dass ich wenigstens bei der Taube, sowie bei allen andern untersuchten Vögeln (Buteo vulgaris stand mir leider nicht zur Verfügung) die radiären Fasern mit grosser Leichtigkeit zu Gesicht bekam. Diese liegen auf der hinteren Fläche des Sphincter, dicht unter der hinteren Begrenzungshaut, entwickeln sich in verschiedener Höhe des Sphincter aus den schiefen Fasern desselben und laufen nicht in Bündeln, sondern einzeln wie die Sphincterfasern, in gerader Richtung bis zum Ciliarrande, lassen sich noch eine kurze Strecke bis in das Corpus ciliare verfolgen und finden hier ohne hervorstechenden Ansatzpunkt ihre Enden; sie nehmen also vom Pupillar- nach dem Ciliarrande hin allmählich an Menge zu und bilden in letzterer Gegend eine fast zusammenhängende Schicht. Die Dilatatorfasern sind durchschnittlich viel dünner als die Sphincterfasern.

Ebenso wurde in der Iris der Eidechse und von Coluber natrix der quergestreifte Dilatator mit grosser Sicherheit nachgewiesen. Dagegen habe ich denselben beim Alligator völlig vermisst; dies ist insofern bemerkenswerth, als somit der Dilatator, der sonst mit dem quergestreiften Sphincter stets vorzukommen scheint, auch einmal beim Vorhandensein des letzteren fehlen kann.

Während Faber[7]) beim Frosch und Cyprinus barbus und Berger[8]) beim Thunfisch und Uranoscopus die radiären Muskelfasern gesehen haben wollen, habe ich dieselben in der Iris von Frosch, Triton und Fischen ebensowenig wahrgenomen wie

---

1) l. c.
2) Arch. f. Ophthalm. III. Bd. 1. Abth. 1857.
3) l. c. 4) l. c.
5) l. c. 6) l. c.
7) l. c. p. 76 u. 78.
8) l. c.

den Sphincter. Beim Menschenhai und Hundshai fehlt der Dilatator ebenfalls.

4) Auf das Stroma resp. auf die Dilatatorschicht folgt die hintere Begrenzungshaut. Sie ist eine bei verschiedenen Geschöpfen sehr verschieden stark entwickelte Membran von eigenthümlicher, faseriger Beschaffenheit ohne Kerne und ohne zellige Struktur. Dass die hintere Begrenzungshaut zuerst von Bruch[1]) gesehen worden ist, geht aus seiner Beschreibung hervor; nach der Entfernung des Pigments mittelst eines zarten Haarpinsels konnte er nämlich aus der Choroidea, dem Corpus ciliare und der Iris durch Abschaben mit flach gehaltener Messerklinge eine zarte, glashelle, structurlose Membran darstellen, die also unmittelbar unter der Pigmentschicht gelegen ist. Auf derselben sitzen ovale, mitunter zugespitzte Kerne in dicht gedrängten Reihen hintereinander. Ein an derselben zu beobachtendes faseriges Ansehen hat er als schmale Fältchen gedeutet.

Ich wüsste auch keine bessere als die von ihrem Entdecker angegebene Methode, um die hintere Begrenzungshaut isolirt zu beobachten. Bei der menschlichen Iris gelingt dies sehr leicht wegen der ansehnlichen Stärke derselben, um so mehr als sie mit dem Stroma sehr locker verbunden ist, besonders bei den in Müller'scher Flüssigkeit gehärteten Objecten, indem man zuerst das Pigmentepithel abpinselt und darauf die hintere Fläche der Iris mit einer Staarnadel abschabt. So kann man die Bruch'sche Haut oft in grösserer Ausdehnung vom Stroma ablösen, und erkennt daran eine radiär faserige Struktur und eingestreute Kerne, um welche noch stets Pigmentkörnchen in grösserer oder geringerer Menge angesammelt sind. Die Kerne sind länglich oval, ausnahmsweise auch nahezu spindelförmig und in regelmässigen Abständen ebenfalls radiär gestellt. Diese faserige Streifung mit den Kernen erinnert annähernd an eine Membran aus glatten Muskelfasern und ist das, was vielen Forschern die Veranlassung gegeben hat, diese Haut für die echte glatte Muskelmembran, den vielgesuchten M. dilatator, zu erklären, zumal, wenn die Fasern am Rissrande frei hervorstehen, was sehr oft vorkommt, oder abbrechen und zufällig ein Kern daran haften bleibt; es wurde dann vielfach ge-

1) Zur Kenntniss d. körnigen Pigments. 1844.

glaubt, eine isolirte glatte Muskelfaser vor sich zu haben oder solche wurden, wie oben bemerkt, gar durch die Stromazellen vorgetäuscht, wie ich die von Faber abgebildeten isolirten Dilatatorfasern (l. c. Fig. 5) als solche erklären muss, besonders wenn er meint, dass dieselben in verschiedenem Maasse von Pigmentkörnchen erfüllt seien[1]). Henle[2]) erkennt in der von ihm sogenannten hinteren Begrenzungshaut eine gleichmässige und lückenlose, wenn auch in dünner Lage vom Ciliar- zum Pupillarrande sich erstreckende Schicht glatter Muskelfasern, deren Contraction die Pupille erweitert, also den ächten M. dilatator pup., aus dem allerdings in seltenen Fällen muskulöse Faserzellen isolirt werden konnten. Jeropheeff und Iwanoff (Jeropheeff arbeitete unter Leitung des Letzteren)[3]) bestätigen vollkommen die Henle'sche Ansicht. Ausserdem fand Jeropheeff die cirkulären Bündel beim Ciliarrande. Die Merkel'sche Beschreibung der hinteren Begrenzungshaut kann man ungefähr folgendermassen zusammenfassen: Der radiäre Muskel (Dilatator), welcher eine sehr geringe Dicke besitzt, geht mit einer Art von Arcaden in den concentrischen (Sphincter) über. Seine Faserzellen, welche eine bedeutende Länge haben, die dem Radius der Iris oft nahezu gleich zu kommen scheint, treten sogleich bei ihrem Ursprung am Ciliarrande zu Bündeln zusammen. In den Zwischenräumen zwischen diesen ist eine einfache Lage von Muskelzellen, wie man an jedem Querschnitt constatiren kann. Dies bezieht sich auf die Kanincheniris. Die Muskelschicht beim Menschen unterscheidet sich nur dadurch von der Kanincheniris, dass der Dilatator keine ausgesprochenen Bündel zeigt, sondern eine fortlaufende ununterbrochene Platte darstellt, welche in einzelnen Zügen in den Sphincter übergeht[4]). Durch die Färbung mit dem von F. E. Schulze angegebenen Chlorpalladium und Carmin gelang es ihm vollständig diese Auffassung zu stützen. Ferner durch die Maceration in 20% Salpetersäure nach Abtragung des Sphincter wurden Muskelfasern zu isoliren versucht und auch mit Leichtigkeit gefunden[5]). In seiner letzten

1) l. c. p. 50.
2) l. c. p. 661.
3) Handb. d. gesammt. Augenheilk. I. Bd. 1874.
4) l. c.
5) l. c. Bd. 34. 1869.

Abhandlung[1]) constatirte Merkel ferner mittelst einer Hämatoxylinfärbung, dass eine Verbindung der Iris und Ciliarmuskulatur niemals und an keiner Stelle vorkommt. Ferner bestätigte er Jeropheeff's Angabe, dass der Abschluss gegen den Ciliarkörper hin eine circuläre Faserlage bildet. An dem Pupillartheil des Muskels gestalten sich die Verhältnisse so, dass die oberflächlichsten Muskelfasern in ihrem starren gestreckten Verlauf beharren, bis sie ganz nahe dem Rande angelangt sind; hier hören sie dann mit ihren spitzen Enden in einer nicht ganz regelmässigen Linie auf. Die tieferliegenden gehen, bogenförmig umbiegend, in den cirkulären Verlauf des Sphincter über, um in denselben zu verschwinden. v. Hüttenbrenner[2]) fasst die Ergebnisse seiner Untersuchung in folgenden Sätzen zusammen: „1) der Dilatator existirt bei den Säugethieren und beim Menschen. 2) verläuft derselbe bei dem Kaninchen und beim Menschen an der hinteren Wand als eine continuirliche Schichte vor dem Epithel. 3) kommen beim Menschen glatte Muskelfasern um die kleinen Gefässe vor, welche unabhängig vom Dilatator mit jenen Gefässen der Länge nach verlaufen.“

Aus diesen kurzen Referaten wird man sofort einsehen, dass die Meinungen dieser Forscher im Wesentlichen übereinstimmen, weil es sich ja um die Beschreibungen einer und derselben Gebilde handelt. Dagegen nimmt Faber[3]) eine ganz gesonderte Stellung ein, insofern als er ausser einem Dilatator noch eine Basalmembran direct unter dem Pigmentepithel annimmt, doch wird er am passendsten hier aufgezählt, vorausgesetzt, dass sein Dilatator der hinteren Begrenzungshaut entspricht. Aus seiner Beschreibung, die, soweit sie den Dilatator betrifft, in allen wesentlichen Punkten von den eben genannten Forschern nicht abweicht und vor allem aus seiner Abbildung (Fig, 3. D.) muss ich entschieden für die Richtigkeit dieser hier geäusserten Voraussetzung eintreten. Uebrigens sei gleich bemerkt, dass es, wie wir gleich sehen werden, beim Menschen zwischen dem Stroma und Pigmentepithel nur eine Schicht giebt und es auch nicht anders sein kann; dennoch nimmt Faber zwischen diesen beiden Schichten noch eine structurlose Basalmembran, die er Bruch'sche Membran nennt und als die Fortsetzung der Glaslamelle der Choroidea betrachtet, an. Des-

1) Muskulatur der menschl. Iris. 1873.

2) l. c.

3) l. c.

halb musste er in die Beschreibung seiner Basalmembran allerdings in ganz anderer Weise die hintere Begrenzungshaut zum Theil mithineinziehen; dadurch tritt er in eine schwer zu lösende Verwickelung zwischen der hinteren Begrenzungshaut und dem Dilatator.

Wenn die Deutung der eben aufgeführten so bewährten Forscher von der hinteren Begrenzungshaut als einer Muskelschicht zugegeben werden sollte, so wird es doch Jedem auffallen, dass dieselbe schon beim ersten Blick in so eclatanter Weise von dem gewöhnlichen glatten Muskelgewebe und speciell von ihrem Nachbarn, dem M. sphincter, abweicht. Da tauchte deshalb andererseits die Ansicht auf, dass die hintere Begrenzungshaut gar kein Muskel sei. Diese Ansicht wurde zuerst von Grünhagen ausgesprochen und mit Energie und Dauer in mehreren Aufsätzen verfochten. In seinem ersten Aufsatze [1]) heisst es: „Es giebt nämlich in dem Auge des Menschen und der Säugethiere keinen Dilatator pupillae.“ Grünhagen konnte die von Kölliker beschriebenen Arcaden eines radiär verlaufenden Muskels nicht finden. Die breiten ziemlich scharf contourirten Streifen, die vom Ciliarrande der Iris zum Pupillarrande ausstrahlen und sich da mit der circulären Faserung des Sphincter vereinigen, bestehen nicht aus glatten Muskelfasern. Gewissen Vögeln gestand er wohl den quergestreiften Dilatator pup. zu, anderen spricht er aber denselben ab. In seiner zwei Iahre später erfolgten Publication [2]) behandelt er speciell den M. Dilatator, und sagt u. A.: „Man überzeugt sich leicht von der Gegenwart der hinteren Begrenzungsschichte, welche, der hinteren Pigmentschichte zunächst gelegen, in der Flächenansicht eine feine radiär gestreifte Oberfläche darbietet. Nicht so leicht, wie von ihrer Gegenwart, konnte ich mich ihrer muskulösen Beschaffenheit versichern. Denn weder die feinen Spitzen, welche aus der fein gestreiften Membran hervorragen, noch die seltenen Kerne, welche hier und dort anzutreffen waren und wohl zu einem Theile den zuvor abgepinselten Epithelzellen, zu einem andern Theile dem Stroma der Iris selbst entstammten, schienen mir dazu ausreichend.“ Er behandelte die hintere Begrenzungshaut mit den beiden für die Isolation der glatten Muskelfasern vorzüglichsten Mitteln, der Reichert'schen

1) Ueber Irisbeweguug. Virchow's Arch. Bd. 30. 1864. p. 504.

2) Zeitschr. f. ration. Med. 3. R. Bd. 28. 1866.

Salpetersäure und Moleschott'schen Kalilösung und verglich sie mit dem Sphincter. Es bestand zwischen den aus der hinteren Begrenzungshaut erhaltenen Fasern und den zu derselben Zeit isolirten Sphincter-Fasern stets ein wesentlicher Unterschied; jene waren gleichförmige öfters verzweigte Fibrillen ohne Kerne; diese waren mit deutlichen Kernen versehene bandförmige Fasern. Ferner sind im Durchschnitte die Kerne in der ganzen Ausdehnung nicht zu entdecken. Aus allem ist er zu dem Schlusse gekommen, dass die hintere Begrenzungshaut kernlos und nicht musculös ist und dass somit, da nun anderweite Dilatatorfasern auch nicht gefunden werden konnten, ein Dilatator pup. der Menschen- und Säugethieriris abgeht. In der Kanincheniris [1]) hat dieser Forscher allerdings radiäre, aus dem Sphincter in den Ciliartheil hineinstrahlende Muskelfasern wahrgenommen, die jedoch von der hinteren Begrenzungsschichte Henle's bedeckt sind und ganz im bindegewebigen Stroma liegen. Er betrachtet sie jedoch als Insertionsbündel des Sphincter, die in den Ciliartheil bloss eine kurze Strecke hineinreichen. Weiter bestärkt er bei Kaninchen [2]) seine Ansicht durch genauere Prüfungen und findet die Annahme von den Dilatator-Arcaden Kölliker's, dessen Untersuchungen hauptsächlich auf das Kaninchen sich beziehen, auch hier vollkommen unstatthaft. Nachdem die radiären Insertionsbündel des Sphincter, deren Wirkung mit dem Anziehen einer Halsschleife verglichen wurde, bei Kaninchen gefunden wurden, sind auch, meint Grünhagen [3]), die früher von ihm zugegebenen Dilatatorfasern bei Vögeln wegen der nahen Beziehung derselben zum Sphincter und ihrer spärlichen Entwickelung eher als Theile des Sphincter zu betrachten, als als ein besonderer Muskel mit eigenartiger Wirkung. Besonders hebt er aber die Thatsache hervor, dass die hintere Begrenzungshaut Henle's nicht nur in der Iris des Menschen und der Säugethiere, sondern ebenso deutlich auch in der mit quergestreiften circulären und radiären Muskelfasern versehenen Iris der Vögel sich findet.

Michel [4]) drückt sich nicht bestimmt aus über die Natur der hinteren Begrenzungshaut, sondern er meint, den Unterschied der

1) l. c. Bd. 31. 1868. p. 403.

2) l. c. Bd. 36. 1869. p. 40.

3) Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. 9. 1873. p. 286 u. 726.

4) Arch. f. Ophthalm. 27. Bd. 2. Abth. 1881.

letzteren von dem Sphincter hervorhebend, vermuthlich wegen der darin befindlichen Kerne, dass dieselbe eine aus zelligen Elementen zusammengesetzte Membran sei. Aber allerlei Eigenthümlichkeiten in der Art und Weise der Vertheilung der Kerne, ferner der Umstand, dass bei einigen Säugethieren, wie er meint, die Membran aus breiten pigmentirten Zellen bestehe, die unter keinen Umständen den glatten Muskeln zugerechnet werden konnten, lassen ihn bezüglich der musculösen Natur der hinteren Begrenzungshaut zu keinem bestimmten Resultate gelangen. Die neueste Arbeit in dieser Beziehung rührt von Schwalbe[1]) her, der sich im Ganzen Grünhagen anschliesst. In der morphologischen Deutung der ovalen Kerne mit der Pigmentmasse in deren Umgebung geht er weiter und erkennt in denselben die Fortsetzung des äusseren Blattes der secundären Augenblase, die vordere Lage der Pars iridica retinae, welche mit der Grenzmembran so fest verbunden ist, dass die Trennung von einander nur schwer und unvollkommen gelingt. Doch gelang es ihm die Begrenzungshaut wenigstens eine Strecke weit bei sorgfältigem Pinseln von den Kernen und der Pigmentmasse zu befreien. Dann erscheint sie fein radiär gestreift; der feinen Streifung entsprechend lässt sich die Membran auch in feine starre Fäserchen zerklüften, die nichts mit Muskelfasern oder Fibrillen der letzteren gemein haben. Das Verhalten der Rissränder der Membran spricht ebenfalls sehr gegen die muskulöse Natur derselben; die Risslinien laufen mehr gerade durch und zeigen nicht die unregelmässigen Auszackungen der glatten Muskelmembranen. Uebrigens ist die ganze Dicke der Grenzmembran an Dickendurchschnitten bedeutend geringer als die einer einzelnen glatten Muskelfaser. Ferner hat Schwalbe sich überzeugt, dass die Kerne nicht in der Grenzmembran, sondern auf ihrer hinteren Fläche gelegen sind.

In der That kann man bei der menschlichen Iris die hintere Begrenzungshaut frei von Kernen und Pigment ohne Schwierigkeit darstellen. Man pinselt zu diesem Zweck zunächst das hintere Irispigment so weit ab, bis fast alle Pigmentmassen auf den radiären Falten und in den Furchen fort sind und die hintere Fläche einigermassen weiss aussieht, was freilich eine sehr mühsame Arbeit ist; hierzu empfiehlt sich ein recht feiner ziemlich

1) l. c.

starrer Pinsel. Dann schabt man mit einer Lancetnadel oder einem ähnlichen Instrument vorsichtig die hintere Fläche ab. Ein auf diese Weise erhaltenes Stück der Grenzmembran besteht ausschliesslich aus feinen radiärverlaufenden Fasern. Die Kerne, die man vorher in der Begrenzungshaut gesehen hat, lassen sich also durch eine sorgfältige Abpinselung mit der Pigmentmasse zugleich fortschaffen. Diese Thatsache ist von denjenigen Forschern, deren Anschauungen immer daraus hervorgingen, dass die hintere Begrenzungshaut kernhaltig sei, niemals festgestellt worden. Um nun die einzelnen Fasern genauer zu studiren, habe ich die abgelöste Begrenzungshaut noch zerzupft; dabei bekommt man dieselben oft auf längere Strecke ganz isolirt, wie man sie auch sonst zufällig aus dem Rissrande hervorragend, nicht selten beobachtet. Nicht alle Fasern sind gleich dick, doch ist die Differenz nur sehr gering. Jede Faser ist nicht ganz linear gerichtet, sondern zeigt sehr feine flache Biegungen; sie ist ferner von nahezu gleichmässiger Dicke, cylindrisch, nicht etwa kantig oder platt, wenig verästelt, und hängt durch diese Verästelungen mit anderen Fasern zusammen. Ueber die Länge der Fasern vermag ich nichts Bestimmtes anzugeben, namentlich ob jede Faser vom Pupillarrande bis zum Ciliarrande durchgeht, was nicht wahrscheinlich ist, da die Dicke der Grenzmembran im pupillaren Theil dieselbe bleibt; sonst müsste die Begrenzungshaut hier an Dichtigkeit oder Dicke zunehmen. Bis zum $1/2$ Durchmesser des Gesichtsfeldes bei Hartnack Syst. 7, Oc. 3 habe ich die Fasern isolirt verfolgt; es ist dies schon eine verhältnissmässig beträchtliche Länge. Manchmal, in einem Präparate wenigstens in einigen Stellen, sieht man an denselben eine scharfe Knickung; ferner sind die isolirten freischwimmenden Fasern im Ganzen (abgesehen von den vorhin erwähnten kleinen Biegungen) stets gestreckt. Die Erscheinungen werden mehr auf eine starre Beschaffenheit der Fasern hindeuten als auf eine elastische, wie dies schon Faber[1]) aufgefallen ist. Ich bemerke das nur, weil bis jetzt, wenn die Grenzmembran nicht für eine glatte Muskelhaut gehalten worden ist, derselben ohne weiteres elastische Beschaffenheit zugeschrieben wurde (Grünhagen, Schwalbe). Ich will aber damit eine gewisse Elasticität derselben durchaus nicht ableugnen, noch weniger

1) l. c. p. 50.

im lebenden Zustande; doch möchte man nicht voreilig sein in der Beurtheilung der physikalischen Beschaffenheit und der physiologischen Bedeutung der fraglichen Membran, welche gewiss noch weiterer Untersuchung bedarf. Jedenfalls wird man zu weit gehen, wenn man die Fasern mit echten elastischen Fasern vergleichen wollte. Trügt nicht alles, so müssen wir eben, wie ich auch aus den Angaben Waldeyer's in seinen Vorlesungen über allgemeine Anatomie entnehme, im Bindegewebe noch Fasern anderer Natur als die gewöhnlichen leimgebenden Fibrillen und elastischen Fasern zulassen.

Das Verhalten derselben gegen chemische Reagentien hat auch manche Aufklärungen ergeben. In Essigsäure quellen die Fasern auf und erblassen, in verdünnter Kalilauge ebenfalls; das würde mit den elastischen Fasern nicht stimmen. Es wurden ferner die bekannten Isolirungsmittel für die glatten Muskelfasern, 20%-ige Salpetersäure und 30%-ige Kalilauge angewendet. Die Grenzmembran wird in Reichert'scher Salpetersäure sehr brüchig, bricht in kleinen Stücken ab und die einzelnen Fasern werden unerkennbar. In 30%-iger Kalilauge erhalten sie sich dagegen sehr gut, und weichen leichter auseinander, indem wahrscheinlich eine sie verbindende Kittsubstanz gelöst wird. Farbstoffe nimmt die Grenzmembran sehr wenig auf; selbst bei intensivster Färbung in Carmin oder Hämatoxylin nimmt sie nur einen leicht röthlichen resp. bläulichen Ton an, noch am besten färbt sie sich in Eosin. In Pikrinsäure und Chlorpalladium färbt sie sich gelb, doch nicht in der Weise, dass man etwa daraus auf glatte Muskeln schliessen könnte, sondern gerade so wie Bindegewebsfasern. In der Trypsinlösung erhalten sich die Fasern.

Aus allem diesem stellt sich unstreitig heraus, dass die hintere Begrenzungshaut nicht muskulös, sondern eine aus eigenthümlichen durch eine Kittsubstanz zusammengehaltenen Fasern bestehende Haut, ohne Kerne und ohne jedwelche zellige Struktur ist.

Das Totalbild der hinteren Begrenzungshaut ist schon von Merkel, Grünhagen, Jeropheeff u. A. im Allgemeinen richtig und genau beschrieben. Sie zieht die ganze hintere Fläche des Irisstroma den radiären Falten desselben folgend in gleichmässiger Dicke vom Pupillar- bis zum Ciliarrand continuirlich entlang. Die auf der Höhe der Falten befindlichen Fasern können in der Pars

pupillaris in ihrer Richtung ununterbrochen sich fortsetzen, während die in den Rinnen gelegenen, da die radiären Falten in der Pupillo-Ciliargrenze mit Arcaden enden, ihre Verlaufsrichtung in leicht vorstellbarer Weise ändern müssen. Dadurch kommen in der Gegend des Sphincter neben den radiären Fasern viele schief gehende hinzu, wobei vielfache Kreuzungen stattfinden. Die Fasern lassen sich bis dicht zum Pupillarrand verfolgen und hören hier auf; nur wenige scheinen den eigentlichen Rand zu erreichen. Hier ist die Stelle, wo die Begrenzungshaut mit dem Stroma fester zusammenhängt. Beim Ciliarrande schlagen, wie Jeropheeff entdeckte, die Fasern eine circuläre Richtung ein. Dies war auch ein Punkt, welcher für die Bejaher der musculösen Natur günstig schien, besonders weil die Kerne der vorderen Schicht des (hinteren) Irisepithels gleichfalls dieselbe Richtung annehmen.

Endlich fragt es sich, ob die hintere Begrenzungshaut für die Iris etwas Eigenthümliches sei oder ob in anderen Theilen des Uvealtractus ein Homologon derselben nachzuweisen ist? Der Lage nach, indem sie unmittelbar auf die Pars iridica retinae folgt, liegt die Vermuthung nahe, dass dieselbe die Fortsetzung der Glaslamelle der Choroidea sei, mit welcher sie im Winkel zwischen Iris und Processus ciliares zusammentrifft, wie von Grünhagen[1]) und Schwalbe[2]) schon hervorgehoben wurde, und womit ich mich auch einverstanden erklären möchte. Die weiteren dafür sprechenden Momente sind: Die Glaslamelle der Choroidea nimmt von hinten nach vorn allmählich an Dicke zu, so dass sie auf den Processus ciliares der hinteren Begrenzungshaut der Iris nicht viel nachsteht; man hat auch an der Glaslamelle eine faserige Structur wenn auch nicht so ausgeprägt nachgewiesen (Iwanoff[3]), Kölliker[4]). Ferner die Beschaffenheit der Grenzmembran solcher Geschöpfe, bei denen sie sehr schwach entwickelt ist, spricht, wie wir sehen werden, zu Gunsten dieser Annahme.

Die entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen, die möglicher Weise manche Dunkelheiten lichten werden, habe ich noch keine Gelegenheit gehabt, vorzunehmen; jedenfalls ist die Annahme

1) Zeitschr. f. ration. Med. 3. R. Bd. 36. 1869.
2) l. c.
3) Handbuch der gesammt. Augenheilk. Bd. I. 1874. p. 267.
4) l. c. p. 661.

Michel's[1]), dass die hintere Begrenzungshaut als die Fortsetzung der Limitans primitiva retinae anzusehen sei, wohl abzulehnen.

Die hintere Begrenzungshaut der Thiere ist von ganz derselben Structur wie beim Menschen, so dass die eben behandelten Befunde direct auf dieselben sich übertragen lassen; nur ist sie je nach dem Species in grösserer oder geringerer Mächtigkeit vertreten. Uebrigens sei bemerkt, dass es bei keinem Thiere so günstig ist, wie beim Menschen, die feineren Verhältnisse der bezüglichen Haut zu untersuchen.

Am nächsten der menschlichen steht die Begrenzungshaut vom Gorilla, Orang-Utang, Kaninchen, Hund, dann dem Meerschweinchen, des Iltis und der Ratte; bei diesen drei letzteren ist sie entsprechend der geringeren Dimension der Iris dünner und haftet fester am Stroma.

Bei der Katze, dem Schwein, Rind und Pferd ist die Begrenzungshaut eine ansehnliche Membran von mächtiger Dicke und grosser Festigkeit, welche der Iris eine derbe Beschaffenheit geben hilft und hängt mit dem Stroma sehr innig zusammen, so dass man, um dieselbe von ihrer Unterlage abzulösen, trotz der festeren Cohäsion, mit dem blossen Abschaben nicht zum Ziele kommt. Man muss sie vielmehr mit einer kleinen Pincette abziehen, wobei man natürlich nur kleine Fetzen erhält. Durch Zerzupfen der letzteren lassen sich die Fasern nur unvollkommen isoliren. — Die Begrenzungshaut der Fischotter ist wie bei den Vögeln sehr dünn.

Die Vogeliris hat eine sehr schwache Begrenzungshaut, welche wegen ihres lockeren Gefüges sehr leicht, schon beim Abpinseln des Pigmentepithels, sich von der Unterlage ablöst, aber desto schwerer vom Pigmentepithel zu befreien ist, nicht nur weil sie sich vom Stroma loslöst ehe die Pigmentmasse losgepinselt ist, sondern weil das Pigmentepithel auch sehr hartnäckig an derselben haftet. Dennoch kann man bei andauerndem sanften Pinseln, wenn auch nur auf kleine Strecken, dieselbe frei vom Pigment und von Kernen erhalten. Sie erscheint dann sehr dünn und durchsichtig; die Fasern stehen mehr auseinander, indem sie weitere Zwischenräume zwischen sich lassen. Um sich zu überzeugen, dass diese Zwischenräume nicht wirkliche Lücken, sondern von einer glas-

1) l. c.

artigen Masse ausgefüllt sind, braucht man bloss den queren Rissrand zu beobachten, dann sieht man zwischen den Fasern einen zarten Contour. Noch einfacher wird man dasselbe aus rein physikalischem Grunde schliessen können, denn wenn die Fasern nicht durch irgend eine Substanz zusammengehalten wären, so würde sich die Haut nicht als solche isoliren lassen, die Fasern würden einfach auseinanderfallen. Die bei der menschlichen Begrenzungshaut angenommene Kittsubstanz ist also hier mehr zu einer Grundsubstanz geworden. Das Aussehen der Begrenzungshaut hat eine gewisse Aehnlichkeit mit der Glaslamelle der Choroidea, in welcher spärliche Fasern sich entwickelt hätten. — Direct daran schliesst sich die Begrenzungshaut der Eidechse, wie hier überhaupt der ganze Bau der Iris dem der Vögel verwandt ist; die des Alligator ist hingegen von bedeutender Stärke. Der Frosch- und Tritoniris scheint auch eine ähnliche dünne Grenzlamelle wie bei Vögeln zuzukommen.

Bei Fischen erreicht sie wieder eine ansehnliche den Säugethieren nahe kommende Dicke, namentlich nach dem Pupillarrand zu, wo die Fasern eine concentrische Richtung annehmen, welche möglicher Weise mit dem Fehlen des Sphincter in Zusammenhang steht, womit auch ganz gut zusammenpasst, dass beim Carcharias, welcher mit einer besonders starken Begrenzungshaut versehen ist, jene Anordnung der Fasern nicht constatirt wurde. Die concentrische Anordnung der Fasern der Begrenzungshaut in der Nähe des Pupillarrandes mit gleichgestellten Pigmentepithelzellen der vorderen Lage spielt ganz dieselbe Rolle in Bezug auf die Frage muskulöser oder nicht muskulöser Natur derselben, wie bei der Begrenzungshaut anderer Thiere; dort bezüglich des Sphincter und hier des Dilatator.

Es ist hier wohl der passendste Ort, über die viel bestrittene Dilatatorfrage etwas specieller zu handeln und zugleich das eben Auseinandergesetzte zusammenzufassen. Der Grund, warum diese Frage ihrer Lösung trotz dem Eifer der anerkanntesten Forscher so hartnäckig widerstand, ist nicht bloss in der Schwierigkeit der Untersuchung durch das Pigment, sondern vielmehr darin zu suchen, dass Jedem der Gedanke fixirt war, auf Grund der physiologischen Thätigkeit der Iris nothwendiger Weise ein dilatirendes Agens auch anatomisch nachzuweisen, und dass man dabei begreiflicher Weise auf einen Muskel fahndete. Da aber

dieser Muskel, wie oben auseinandergesetzt, bei verschiedenen Thieren sich verschieden verhält, von der eminenten Entwickelung, wie bei Fischottern und Vögeln, für welch letztere wohl die meisten Autoren nicht gezweifelt haben, bis zur Unnachweisbarkeit und doch die Frage, um für die ganze Wirbelthierrreihe eine Einheitlichkeit herauszubringen, ganz radical behandelt wurde, so theilten die Autoren sich zunächst in zwei entgegengesetzte Parteien, von denen die eine die Existenz des echten M. dilatator überall verneint und die andere diese vollkommen bejahend für alle Classen beantwortet, welch letztere wiederum in drei Unterabtheilungen zu bringen ist.

1) Diejenigen Autoren, welche die Muskelfasern im Stroma selbst annehmen. Hierher zu rechnen ist zunächst Brücke[1]), dessen Worte wir hier wiedergeben: „Der Erweiterer der Pupille, M. dilatator pupillae, entspringt an der inneren Fläche der glasartigen Lamelle der Hornhaut, nahe dem Rande derselben; seine Fasern lassen die grossen Gefässe und Nerven der Blendung zwischen sich durchtreten und verlaufen dann hinter denselben zum Pupillarrande, bis sie in dem Verengerer der Pupille sich verlieren“. Dann Dogiel[2]), welcher sagt: „Die Muskelbündel der glatten Muskelfasern des Erweiterers der Pupille, welche in verschiedenen Höhen von solchen Bündeln des Verengerers der Pupille abstammen, ziehen sich zwischen den Blutgefässen von vorne nach hinten hin. Die Bündel des Dilatator verzweigen sich dabei auf ihrer Bahn und diese Verzweigungen verbinden sich an einigen Stellen mit anderen Muskelbündeln desselben Muskels und endigen am Ciliarring. Obwohl die hier beschriebenen Bündel des M. dilatator pup. ihren Anfang auf der Vorderfläche der Iris haben, gehen sie doch alle an die Hinterfläche derselben über.“ Ferner ist zu nennen Kölliker[3]), welcher so zu sagen den Uebergang zur nächsten Gruppe bildet; dieser Autor meint, der Dilatator pupillae beginnt in der Substanz der Iris am Ciliarrande und sagt weiter: „Derselbe besteht beim Kaninchen aus vielen schmalen Bündeln, die, weit entfernt eine zusammenhängende Haut zu bilden, jedes für sich und zwar mehr an der hinteren Fläche

---

1) Anatom. Beschreibung d. menschl. Augapfels. 1847.

2) l. c. p. 94.

3) l. c.

der Iris zwischen den Gefässen nach innen verlaufen, und an den Rand des Sphincter sich ansetzen oder hinter diesem Muskel gegen den Pupillarrand verlaufen, ohne denselben in allen Fällen zu erreichen.“ Aus seiner allerdings nicht ganz klaren Abbildung könnte man mit grosser Wahrscheinlichkeit glauben, dass er doch die hintere Begrenzungshaut für den Dilatator gehalten habe, besonders, wenn er über dieselbe schweigend hinweggeht; zum Theil also gehört dieser Autor zu der nächsten Gruppe. Neuerdings findet Eversbusch[1]) den Dilatator mitten im Stroma als einzeln verlaufende speichenartig angeordnete Muskelbänder.

2) Diejenige, welche ausser der hinteren Begrenzungshaut zwischen dieser und dem Stroma glatte Muskelfasern gefunden haben, ist von Schwalbe vertreten. Dann möchte ich zum Theil Grünhagen hierher rechnen, da er an der Kanincheniris radiäre Muskelfasern gesehen und beschrieben hat, obgleich er dieselben nicht als Dilatator auffassen will.

3) Solche, welche in der hinteren Begrenzungshaut zusammen mit der vorderen Lage des epithelialen Theils den M. dilatator erkennen. Hierher gehören Henle, Merkel, Jeropheeff, Iwanoff u. A.

Der entschiedenste Gegner des Dilatator ist, wie oben hinreichend erörtert wurde, Grünhagen; ausserdem sind zu nennen Hampeln[2]) und mit einer gewissen Reserve Michel.

Ich möchte bezüglich meiner Stellung zu dieser Frage noch folgende Bemerkungen anknüpfen: ad 1. Es wurde stets specielle Aufmerksamkeit darauf verwendet, ob nicht unter den zelligen Gebilden im Stroma muskulöse Elemente existirten; mir sind jedoch solche nie begegnet; möglicher Weise ist bei dem Einen oder dem Andern eine Verwechselung mit den Stromazellen vorgekommen, bezüglich welcher Aehnlichkeit schon oben die Rede war. ad 3. habe ich meiner vorhin geäusserten Meinung, welche sich gegen die muskulöse Natur der hinteren Begrenzungshaut wenden musste, nichts weiter hinzuzufügen. ad 2. Schwalbe's Ansicht hat gewiss ihre richtige Seite; ebenso Grünhagen's Darlegung; allein Letzterer ging seinerseits zu weit, indem er selbst den von ihm festgestellten radiären Fasern dilatirende Wirkung absprechen will, von dem Standpuncte aus, dass es sich nicht sowohl

1) l. c.

2) Ein Beitrag z. Anat. d. Iris. Dorpat. 1869.

um eine Nachweisung von radiären Fasern handelt, sondern vielmehr darum, ob diese Fasern bei ihrer Zusammenziehung wirklich die Pupille erweitern. Allerdings gebe ich ihm Recht insofern, als den in der Nähe des Sphincter vorkommenden spärlichen radiären Fasern wie beim Kaninchen, jede erhebliche dilatirende Leistung abgesprochen werden muss. Wenn aber andererseits die radiären Fasern in so ausgesprochener Menge vorkommen wie bei der Fischotter, den Vögeln etc., wird Niemand ein Bedenken tragen, denselben eine selbständige und zwar dilatirende Wirkung zuzusprechen. Nachdem wir solche Fälle kennen gelernt haben, finde ich es berechtigter die radiären Insertionsbündel des Sphincter Grünhagen's anders aufzufassen als Letzterer es thut, nämlich als einen rudimentären Dilatator, welcher in der Iris von Menschen und bei vielen Thieren völlige Rückbildung erlitten hat. Dies ist um so wahrscheinlicher, als der Sphincter gleichfalls solche Variationen darbieten kann, wie ich ihn denn z. B. bei einigen Fischen ganz vermisst habe. Diese vielfache Variabilität der Irismuskulatur, des Dilatator und auch des Sphincter, weist unbedingt darauf hin, dass die Beweglichkeit der Iris ebenfalls ungemein variabel sein müsse. Es muss jedoch für die Beweglichkeit der Iris nicht allein die besondere Muskulatur massgebend sein, sondern ausser dieser noch ein anderes bewegendes Princip angenommen werden, um die Erweiterung der Pupille bei solchen Thieren, welche keinen Dilatator haben, zu erklären. Somit ist das ganze Problem anders aufzuwerfen, als es bis jetzt üblich war, nämlich: Welche ist die pupillenerweiternde Kraft bei solcher Iris, der ein Dilatator fehlt? Wie in vielen Körpertheilen durch eine Aenderung im Füllungszustande der Blutgefässe eine Bewegung ausgeführt wird, so hat schon Grünhagen versucht diesen Factor auch auf die Iris zu übertragen. Es wurde schon oben auf den directen Uebergang der kleinen Arterien in die Venen aufmerksam gemacht, ferner auf den grossen Reichthum der Iris an Blutgefässen bei vielen Thieren. Aus diesen beiden Momenten darf man wohl die Meinung schöpfen, dass den Blutgefässen der Iris ausser der nutritiven, und abgesehen von der secretorischen, worauf hier nicht einzugehen ist, noch eine andere wesentliche Bedeutung, nämlich eine motorische zukomme. Hätte eine Volumveränderung der Iris durch verschiedenen Blutgehalt stattgefunden, so wird die grösste Excursion am freien Pupillarrande ausgelöst, indem der

Ciliarrand gewissermassen als punctum fixum fungirt. Das Gewebe einer gefässreichen und weichen Iris ist gerade solcher Volumenveränderung günstig, während die Blutgefässe in gleichem Maasse zurücktreten, wenn das Stroma in einer der Entfaltung des Füllungszustandes der Blutgefässe hinderlichen Weise sehr fest und derb ist, wie beim Rind etc. Eine zweite Möglichkeit, woran Grünhagen besonders gedacht hat, ist die elastische Kraft der Iris, die auf die hintere Begrenzungshaut verlegt worden ist. Selbstverständlich kann dieselbe nur in Verbindung mit dem Sphincter oder den Blutgefässen zur Wirkung gelangen, indem dieselbe der Voraussetzung bedarf, dass die Iris durch den Sphincter, resp. den Blutgehalt stets in einem gewissen Tonus sich befindet. Dies ist gar nicht unwahrscheinlich, besonders bei der Iris vom Rind etc., bei welcher etwas anders kaum gedacht werden kann, obgleich ich der hinteren Begrenzungshaut eine besonders starke Elasticität nicht zuschreiben möchte.

Es möge hier eine tabellarische Darstellung über die Vertheilung der drei pupillenverändernden Factoren und das Verhältniss des Bindegewebes zu denselben folgen, die zum Verständniss des oben Auseinandergesetzten beitragen könnte:

	M. dilatator.	Hintere Begrenzungshaut.	Blutgefässe.	Bindegewebe.	Bemerkungen.
Mensch	0	stark	stark	schwach	
Gorilla (Gorilla gina)	0	"	"	"	
Orang-Utang (Pithecus satyrus)	0	"	"	"	
Kaninchen (Lepus cuniculus)	schwach	"	"	"	
Hund (Canis familiaris)	0	"	"	stark	Bindegewebe zellenreich.
Ratte und Maus (Mus decumanus et M. musculus)	0	schwach	"	"	Bindegewebe zellenreich.
Meerschweinchen (Cavia Cobaya)	0	stark	"	"	Bindegewebe zellenreich.
Fischotter (Lutra vulgaris)	sehr stark	sehr schwach	schwach	schwach	
Iltis (Putorius foetidus)	0	stark	mässig	stark	Bindegewebe zellenreich.
Katze (Felis domestica)	0	sehr stark	schwach	"	

	M. dilatator.	Hintere Begrenzungshaut.	Blutgefässe.	Bindegewebe.	Bemerkungen.
Schwein (Sus domesticus)	0	sehr stark	schwach	sehr stark	
Rind (Bos taurus)	0	„	„	„	
Pferd (Equus caballus)	0	„	„	„	
Vögel	stark	sehr schwach	stark	sehr schwach	
Eidechse (Lacerta agilis)	„	„	„	„	
Coluber spec.	„	„	„	„	
Alligator (Alligator lucius)	0	stark	„	schwach	
Frosch (Rana escul. et tempor.)	0	schwach	sehr stark	„	Bindegewebe zellenreich.
Triton (Triton cristatus)	0	„	„	„	Bindegewebe zellenreich.
Hecht (Esox lucius)	0	stark	„	„	Sphincter fehlt.
Karpfen (Cyprinus carpio)	0	„	„	„	„
Stör (Acipenser spec.)	0	„	„	„	„
Menschenhai (Carcharias glaucus)	0	„	schwach	stark	
Heptanchus cinereus	0	schwach	„	sehr stark	„
Scyllium catulus	0	„	stark	stark	Bindegewebe zellenreich.

In dieser Tabelle fällt sofort auf, dass der Dilatator stets in umgekehrtem Verhältniss steht mit der hinteren Begrenzungshaut, nämlich bei solchen Thieren, welche einen sehr schwachen oder keinen Dilatator haben, die hintere Begrenzungshaut stark entwickelt ist und umgekehrt bei solchen, welche einen ansehnlichen Dilatator haben, die hintere Begrenzungshaut sehr dünn erscheint. Hiervon machen die Ratte und Maus freilich eine Ausnahme; dabei muss jedoch in Erwägung gezogen werden, dass die ganze Dicke der Iris hier eine ausserordentlich dünne ist, ebenso beim Frosch und Triton. Ferner in der grossen Mehrzahl der Regenbogenhäute und zwar bei solchen, welche nur eine geringe Menge faserigen Bindegewebes enthalten, ist ein grosser Reichthum an Blutgefässen nicht abweisbar, ausgenommen bei der Fischotter, bei welchem wegen der colossalen Ausdehnung der Muskulatur für die Blutgefässe so zu sagen kein Platz mehr vorhanden ist. Ebenso unabweisbar ist die Thatsache, dass die Irides mit sehr starker Begrenzungshaut und zugleich mit sehr starken Bindegewebsfasern wenig Blutgefässe haben. Im Ganzen und namentlich in diesem letzteren Punkte erhält die Grünhagen'sche Be-

hauptung einen wesentlichen Stützpunkt; nicht weniger lässt sich die Bedeutung der Blutgefässe schätzen, welche bei Ratte und Maus, Frosch, Triton und Fischen besonders hervorzutreten scheint. Nichts destoweniger wird es immer noch unentschieden bleiben, ob es in der That möglich ist, die Erweiterung der Pupille ad maximum, sei es durch die Entleerung der Blutgefässe oder durch die elastische Kraft der hinteren Begrenzungshaut oder durch die combinirte Wirkung dieser beiden Faktoren zu erklären. Vielleicht dürfte aber der hier gebotene Versuch, zur Lösung dieser ebenso bedeutsamen wie schwierigen Frage beizutragen, zu weiteren Forschungen in der bezeichneten Richtung Anlass geben.

II. Pars epiblastica iridis.

Sie ist der am stärksten pigmentirte Theil der Iris. Während im Stroma die Intensität der Pigmentirung individuell sehr variabel ist, enthält dieser Theil stets eine constante Menge Pigment in so weit, als selbst bei den pigmentärmsten Individuen (natürlich innerhalb des nicht pathologischen Zustandes) das Licht vollkommen abgehalten wird, wie man unter dem Mikroskop vor der Abpinselung der Pigmentmasse direct beobachten kann. Bei der Darlegung der Struktur dieses Theiles stossen wir auf eine grosse Schwierigkeit; an noch so sorgfältig angefertigten Dickendurchschnitten ist eben von einer Struktur nichts zu sehen, es liegt scheinbar eine diffuse Pigmentmasse vor. Dazu kommt noch, dass dieser Theil ungemein brüchig ist; bei dem Versuch denselben etwa in einiger Ausdehnung abzulösen, zerfällt er sehr leicht in einen Haufen Pigmentkörnchen von bekannter Form und Beschaffenheit. Wohl darin ist der Grund zu suchen, dass die Angaben hierüber grosse Schwankungen zeigen, obgleich der Gedanke sehr nahe liegt, dass die Pigmentschicht, nach den entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen, aus zwei Lagen Epithelzellen bestehen müsste, wenn nicht im späteren Leben irgend eine Veränderung, wie Verschmelzen der beiden Zellenlagen und auch der Zellgrenzen, was gar nicht undenkbar ist, eintritt. In der That wurde eine solche Veränderung von Henle[1]) behauptet, wie aus folgenden Worten sich schliessen lässt: „Die Pigmentlamelle der Iris ist in ihrer tiefsten, d. h. der hinteren Begrenzungshaut der Iris nächsten Schichte zuweilen aus platten, polygonalen Pigmentzellen zusammen-

1) l. c.

gesetzt; häufiger bildet jene Pigmentlage eine zusammenhängende, nur durch die eingestreuten Kerne unterbrochene Membran. Näher der freien Oberfläche sind auch Kerne nicht mehr sichtbar und die Pigmentmoleküle scheinen zu einer gleichförmigen Masse verbunden." Derselben Meinung huldigen Faber[1]), Michel[2]) u. A. Eine andere von Grünhagen[3]) zuerst ausgesprochene Auffassung ist die, dass die auf der hinteren Begrenzungshaut sitzenden Kerne nicht dieser selbst, sondern vielmehr zu den Epithelzellen der hinteren Irisfläche gehören und für die Kanincheniris[4]) und Vogeliris[5]) wurde es vollkommen festgestellt an Durchschnitten wie an Flächenpräparaten, dass diese elliptischen mit der grossen Axe radiär gerichteten Kerne der vorderen Lage des doppelten Epithels der hinteren Fläche der Iris entsprechen.

Hirschberg[6]) konnte die beiden Zellenlagen an Durchschnitten der Iris eines zweijährigen Kindes erkennen.

Schwalbe[7]) hat dann die Grünhagen'sche doppelte Lage wohlbegrenzter Zellen, von denen die vordere die Fortsetzung der proximalen und die hintere die der distalen Lamelle der secundären Augenblase darstellt, constatirt und zwar als allgemein giltige Regel bei jungen ebensowohl wie bei erwachsenen Menschen und Thieren und meine Untersuchungen kommen auf dasselbe hinaus, wofür ich einige dies beweisende Momente anführe:

1) An Dickendurchschnitten der Iris von Menschen oder Thieren sieht man sehr oft die Pigmentschicht in zwei Schichten von ungleicher Dicke gespalten, so dass die vordere etwa nur die Hälfte oder ein Drittel der hinteren beträgt. Dies deutet zugleich auf einen sehr losen Zusammenhang der beiden Lagen hin.

2) Die Durchschnitte der in Chlorwasser oder Wasserstoffsuperoxyd gebleichten Iris zeigen sehr deutlich die zwei Schichten aus Zellen mit einem Kern (als heller Fleck) und wohlmarkirtem Zellcontour bestehend. Betreffend die Form und Grösse der Zellen darf man das so Gefundene allerdings nicht ohne Weiteres auf das natürliche Bild übertragen; schon die grosse Verschiedenheit in denselben weist auf die durch das Bleichmittel bedingte Veränderung hin.

---

1) l. c. 2) l. c.

3) l. c. 28. Bd. 1866. 4) l. c. 36. Bd. 1869.

5) Arch. f. mikrok. Anat. 9. Bd. 1873.

6) Arch. f. Ophthalm. 22. Bd. 1. Abth. 1876. 7) l. c.

3) Ein weit beweisenderes Bild liefern die Durchschnitte der Iris des albinotischen Kaninchens, wozu tangentiale mehr zu empfehlen sind als radiäre, weil die letzteren wegen der auf der hinteren Fläche der Iris vorhandenen bei diesem Thier sehr ausgeprägten radiären Falten schwer gerade senkrecht auf das Epithel zu treffen und anderenfalls das Bild des doppelten Epithels nicht klar sein kann. Fig. 6 stellt einen tangentialen Schnitt dar. Die Zellen der vorderen Lage sind viel kleiner als die der hinteren im Verhältniss von ungefähr 3 : 2, also drei Zellen der vorderen Lage umfassen 2 der hinteren. Die ersteren sehen auf dem Durchschnittsbilde quadratisch aus mit einem rundlichen, relativ grossen, dicht auf der hinteren Begrenzungshaut liegenden Kerne und einem schmalen Protoplasmaring von feinkörniger Beschaffenheit; die letzteren sind ebenfalls quadratisch mit einem rundlichen eben so grossen Kern; das Protoplasma hat also grösseren Platz.

4) Nach diesem ist wohl nicht mehr zu zweifeln, dass die Pigmentschicht aus einer zweifachen Lage von Zellen bestehe; um aber eine genauere Vorstellung von der Gestalt derselben zu erhalten, müssen dieselben noch von einer anderen Richtung, nämlich im Flächenbilde, betrachtet werden. Wegen des losen Zusammenhanges der beiden Lagen mit einander gelingt es sehr leicht die vordere Lage von der hinteren zu trennen, entweder einfach durch leises Abpinseln oder nach längerer Aufbewahrung in Müller'scher Flüssigkeit durch spontane Ablösung.

Indem die vordere Lage mit der hinteren Begrenzungshaut fest zusammenhängt, wird sie mit dieser zugleich untersucht. Dieselbe besteht aus polygonal-spindelförmigen (d. h. eine Form, welche entsteht, wenn ein Polygon in einer Richtung verlängert wird) radiär gestellten Zellen mit einem bei der hinteren Begrenzungshaut schon beschriebenen Kern. Um den Kern ist eine Pigmentmasse in wechselnder Menge in eben genannter Spindelform von verschiedener Deutlichkeit, je nach dem Grade der Abpinselung, angehäuft. Am Ciliarrande geht die Richtung dieser Zellen in die cirkuläre über, also genau wie die Faserrichtung der hinteren Begrenzungshaut; ebenso wie bei dieser treten in der Pupillarzone unregelmässige Stellungen ein. In der Nähe des Pupillarrandes werden die Zellen dagegen deutlich polygonal und schlägt sich diese Schicht am Rande in die hintere Lage um; bei Fischen aber stellen sie sich wieder cirkulär, wie die Fasern der

hinteren Begrenzungshaut. Zur Untersuchung der hinteren Lage nimmt man einfach die von selbst abgelöste flottirende Membran oder noch besser die vordere Linsenkapsel, auf welcher gewöhnlich beim Loslösen der Linse mehr oder weniger Pigment, besonders bei in Alkohol gehärteten Augen haften bleibt. Die Untersuchung muss sehr vorsichtig geschehen wegen der grossen Brüchigkeit des Pigmentepithels, selbst der leiseste Druck des Deckglases macht oft das Präparat unbrauchbar. Auf diese Weise stellt sich heraus, dass die hintere Lage aus regelmässig hexagonalen Zellen mit einem hellen Kern bestehen, wie das Pigmentepithel der Retina, aber viel stärker pigmentirt als dieses. Im Winkel zwischen Iris und Processus ciliares angelangt, verliert diese Schicht das Pigment und setzt sich in die farblose hintere Lage des Ciliarkörperepithels fort.

Wenn ich die auf diese verschiedene Weise erhaltenen Ergebnisse kurz zusammenfasse, so besteht der epitheliale Theil der Iris aus zwei Lagen. Die Zellen der vorderen Lage sind spindelförmig mit einem gewöhnlich ovalen Kern, stets in der Richtung der Fasern der hinteren Begrenzungshaut gestellt. Die viel stärker pigmentirten Zellen der hinteren Lage sind nach der Fläche hexagonal, von der Seite gesehen cubisch oder cylindrisch und haben einen kugeligen Kern.

Das Pigmentepithel folgt genau den radiären Falten der hinteren Begrenzungshaut; ausserdem bildet die hintere Lage darauf senkrechte, regelmässige, viel kleinere, etwa 3 Zellen umfassende in der Pars ciliaris stärker ausgeprägte Falten, woran die vordere Lage und die hintere Begrenzungshaut nicht theilnehmen. Diese Falten wurden je nach der untersuchten Iris stärker oder schwächer, ja manchmal fast ganz fehlend bei Säugethieren und Vögeln gefunden und höchst wahrscheinlich bedingt durch den Contractionszustand der Iris, wenn man nur bedenkt, dass solchen mit Pigmentkörnchen gesättigten brüchigen Zellen jede stärkere Elasticität abgesprochen werden muss und doch ein gewisser Spielraum nothwendig ist, um der Contraction und Erschlaffung der Iris zu folgen.

Der Formunterschied der Zellen der vorderen und hinteren Lage ist eine erst im späteren Leben eingetretene Erscheinung. Bei Embryonen sind bekanntlich beide Zellenlagen gleich geformt;

bei einem 7 monatlichen menschlichen Fötus war die Differenz noch nicht ausgeprägt; beide Lagen bestanden aus gleichgeformten cubischen Zellen, von denen die vordere, umgekehrt wie beim Erwachsenen, stärker pigmentirt war als die hintere. Die ersten Pigmentkörnchen treten, wie bekannt, zunächst in der vorderen Lage auf, während die hintere Lage noch eine Zeit lang farblos bleibt. Dass ein solcher Zustand beim erwachsenen Triton erhalten bleiben soll, kann ich nicht bestätigen; im Gegentheil habe ich beim Triton cristatus die beiden mit aller Deutlichkeit unterscheidbaren Lagen pigmentirt gefunden. An der Fischiris ist die hintere Lage in der ciliaren Hälfte schwächer pigmentirt als die vordere, beim Hecht sogar farblos; in der pupillaren Hälfte ist kein Unterschied zwischen beiden bemerkbar.

Die hintere Fläche des Pigmentepithels ist, wie Schwalbe[1]) richtig gesehen hat, von einem ganz feinen glasartig durchsichtigen structurlosen Häutchen, der Membrana limitans überzogen, welche am Pupillarrande gerade so weit reicht wie das Pigmentepithel und nach dem Ciliarrande hin in die gleichnamige Haut der Ciliarfortsätze sich fortsetzt. Von der Existenz dieser Membran kann man sich leicht überzeugen, indem man die abgelöste hintere Lage des Pigmentepithels so umschlägt, dass die hintere Fläche nach aussen kommt und am Faltenrande beobachtet, oder besser noch schüttelt man ein solches Stück im Wasser hin und her, dadurch wird die Pigmentmasse entfernt und man sieht an einer oder der anderen Stelle, besonders an den Rändern eine glashelle Haut, die fast nur aus daran haftenbleibenden Pigmentkörnchen und an den Falten erkenntlich ist. An Durchschnitten habe ich dieselbe meistens vermisst.

Angelucci[2]) will die Fortsetzung der Membr. limitans um den Pupillarrand auf die vordere Fläche des Pigmentepithels der Ciliarfortsätze nachgewiesen haben, die weiter auf die äussere Oberfläche des Pigmentepithels der Retina übergeht. Dieselbe müsste also liegen zwischen der vorderen Lage des Pigmentepithels und der hinteren Begrenzungshaut; dass aber zwischen den so innig zusammenhängenden Gebilden dieselbe noch Platz finden soll, kann fürs erste noch bezweifelt werden. Angelucci und Schwalbe rechnen die Membr. limitans zu den Cuticularbildungen.

---

1) l. c. p. 208. 2) Arch. f. mikrosk. Anat. 19. Bd. p. 156.

Von Henle, Kölliker und Iwanoff[1]) wird die Existenz dieses Häutchens bestritten. Henle[2]) meint, wenn über die Pigmentkörnchen, durch einen schmalen hellen Raum von ihnen geschieden, ein scharfer Contour hinziehe, könne dieser nur die Grenze des Kittes bedeuten, der die Körnchen zusammenhält; Kölliker[3]) deutet ihn als den Ausdruck der vereinten äusseren Zellwandungen der Pigmentzellen, welche in der That in alten Augen und bei Zusatz von Alkalien stellenweise vom Pigment sich abheben; ähnlich lautet Faber's[4]) Ansicht.

Zum Schluss erlaube ich mir meinem hochverehrten Lehrer Herrn Geh.-R. Waldeyer für die vielfachen Unterstützungen die er mir bei dieser Arbeit zu Theil werden liess, meinen wärmsten Dank auszusprechen.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel I.

Fig. 1. Stromazellen der Iris vom Gorilla. In Müller'scher Flüssigkeit gehärtet, in Hämatoxylin-Eosin gefärbt. Hartnack Syst. VII. Oc. 3. a spindelförmige, b solche mit einem getheilten Fortsatz versehene, c spinnenförmige pigmenthaltige Stromazellen. d spindelförmige nicht pigmentirte Stromazelle.

Fig. 2. Fixe platte Bindegewebszelle aus der Iris der Katze (Felis domestica). Behandlung und Vergrösserung wie Fig. 1.

Fig. 3. Mittlerer Theil eines radiären Durchschnitts der Iris einer Fischotter (Lutra vulgaris), Hämatoxylinfärbung. Hartnack Syst. IV. Oc. 3. S M. Sphincter. D M. dilatator. P hinteres Pigmentepithel. * Zuschussbündel des Dilatator aus dem Sphincter.

Fig. 4. Hintere Begrenzungshaut der Iris von Menschen, von der vorderen Lage des Pigmentepithels vollkommen befreit. Syst. VII. Oc. 3. Hartnack. * eine frei hervorstehende isolirte Faser.

Fig. 5. Hintere Begrenzungshaut mit der vorderen Lage des Pigmentepithels von der Taube (Columba domest.), stellenweise aber vom Pigment befreit. Vergr. wie Fig. 4.

Fig. 6. Tangentialer Durchschnitt der Iris vom albinotischen Kaninchen (Lepus cuniculus). Carminfärbung. Vergr. wie Fig. 4. D Bündel des Dilatator. B hintere Begrenzungshaut (fein punktirt erscheinend). vP vordere Lage, hP. hintere Lage des hinteren Epithels.

1) l. c. p. 283. 2) l. c. p. 663.
3) l. c. p. 663. 4) l. c. p. 60.

Nachtrag.

Während der Correctur dieser Bogen wurde ich darauf aufmerksam gemacht, dass Grünhagen[1]) früher aus dem gelben pupillaren Ringe der Froschiris spindelförmige Zellen, welche sich an einer mit Chlorwasser gebleichten Iris als die concentrischen Fasern des M. sphincter erkennen liessen, mittelst einer 38% Kalilauge isolirt habe. Diese Fasern sollen von Pigmentscheiden umhüllt sein, während ihr Zellleib selbst nicht pigmentirt wäre. Dieselben Zellen wurden von Grünhagen auch aus der Aal-Iris isolirt[2]).

Ich habe diese Angaben an der Froschiris nachgeprüft mit 38% Kalilauge und 20% Salpetersäure; mit Leichtigkeit gelang es mir, was die Isolirung grosser spindelförmiger Zellen anlangt, die Angaben Grünhagens zu bestätigen. Doch sprechen deren Eigenthümlichkeiten weniger für Muskelfasern, als für Zellen der vorderen Lage des Pigmentepithels, die ja überhaupt spindelförmig sind. Die Pigmentkörner liegen nämlich nicht, wie es Grünhagen meint (briefliche Mittheilung an Prof. Waldeyer), auf der Oberfläche der Zelle als Pigmentscheiden, sondern im Protoplasma der Zelle selbst, worin öfters der helle Kern sichtbar ist. Dies ist zwar nicht entscheidend für die Frage nach der muskulösen Natur der in Rede stehenden Zellen; doch macht es den muskulösen Charakter, da das Vorkommen pigmentirter glatter Muskelfasern überhaupt unerwiesen ist, in hohem Grade zweifelhaft. Allerdings haben Faber[3]) und Kölliker[4]) pigmentirte Muskelzellen in der Iris angenommen, doch ist in diesen Fällen die Möglichkeit einer Verwechslung mit pigmentirten Stromazellen nicht ausgeschlossen (vergl. oben im Text). Ferner liegen nun die Grünhagen'schen Zellen, wie Zerzupfungspräparate zeigen, auf der hinteren Fläche der hinteren (Bruch'schen) Begrenzungshaut. Ganz evident zeigt dieses Verhältniss die Iris der

---

1) Zeitschrift f. ration. Med. Bd. 28. p. 178 u. p. 186.

2) Schur, Ueber den Einfluss des Lichtes, der Wärme etc. auf die Weite der Pupille. ibid. Bd. 31. p. 379.

3) Der Bau der Iris d. Menschen u. der Wirbelthiere. 1876. p. 50.

4) Handb. d. Gewebelehre d. Menschen. 1867. p. 663.

Knochenfische, z. B. die des Hechtes, sowohl an Flächenpräparaten als namentlich an Durchschnitten; an radiären Durchschnitten sieht man in der Nähe des Pupillarrandes die in Rede stehenden Zellen quer getroffen auf der hinteren Fläche der hinteren Begrenzungshaut und bilden sie eben die vordere Lage des hinteren Pigmentepithels an dieser Stelle. Auch beim Triton habe ich an derselben Stelle, welche bei Flächenansichten die grossen spindelförmigen Elemente zeigte, beim Querschnitt rundliche Zelldurchschnitte getroffen, die ganz unzweifelhaft in der vorderen Schicht des hinteren Irisepithels gelegen waren, also hinter der Bruch'schen Begrenzungshaut.

Sonach bleibt es mir sehr zweifelhaft, ob die in Rede stehenden spindelförmigen Elemente der Batrachier und Fische musculöser Natur seien.

Ueber die Mitteldarmdrüse (Leber) der Mollusken.

Im Auszuge mitgetheilt von Dr. **Johannes Frenzel**

in Berlin.

Mit Tafel II.

Im Anschluss an eine Untersuchung: Ueber die Mitteldarmdrüse der Crustaceen [1]) begann ich fast gleichzeitig, mich mit der gleichen Drüse der Mollusken zu beschäftigen, wozu mir Dank der Fürsorge der Zoologischen Station in Neapel überaus günstiges Material geboten wurde. Nachdem ich nunmehr diese letztere Untersuchung fertig gestellt und zur Veröffentlichung vorbereitet habe, möchte ich in Folgendem einen kurzgefassten Auszug daraus mittheilen, da sich wahrscheinlich des grösseren Umfanges wegen ihre Herausgabe noch einige Zeit verzögern wird. Dieser Auszug soll nur die hauptsächlichsten Resultate wiedergeben, und in Betreff aller Einzelheiten und weiterer Erörterungen sowie in Be-

1) Ueber die Mitteldarmdr. der Crustaceen. Mittheil. aus d. Zoolog. Station zu Neapel V 1. p. 50 ff.

treff der physiologisch-chemischen Seite muss ich auf das Spätere verweisen.

Geschichtliches.

Obgleich schon im ersten Viertel unseres Jahrhunderts Johannes Müller[1]) einige Angaben über den Bau der sog. Molluskenleber machte, so wurden doch erst von Meckel[2]) genauere mikroskopische Untersuchungen über dieses Organ im Jahre 1846 angestellt, nachdem Schlemm[3]) und Karsten[4]) kurz vorher Aehnliches versucht hatten. Leydig[5]), Leuckart[6]), Gegenbaur[7]), Claparède[8]), Lacaze-Duthiers[9]) und Hessling[10]), welche den anatomischen Bau irgend eines Mollusks oder einer Gruppe von Mollusken erforschten, berührten unser Organ nur insoweit, als sein Verhältniss zu den übrigen Organen in Betracht kam. Theils beriefen sie sich daher nur auf ältere Angaben, theils führten sie dieselben auch weiter aus, wobei aber mannichfaltige Widersprüche und Unklarheiten nicht zu vermeiden waren.

Während in der Zwischenzeit die chemisch-physiologischen Eigenschaften der Molluskenleber nicht ganz unberücksichtigt blieben, so vergingen doch viele Jahre bis in derselben Weise wie

1) De Glandularum secernentium structura pernitiori etc. Lipsiae 1830.

2) Mikrographie einiger Drüsenapparate niederer Thiere. Müller's Archiv 1846. p. 1 ff.

3) De hepate ac bile Crustaceorum et Molluscorum. Berlin 1844.

4) Disquisitio microscopica et chemica Hepatis et Bilis Crustaceorum et Molluscorum. N. A. Ac. Caes. Leop. Car. 1845. XI p. 295.

5) Ueber Paludina vivipara etc. Zeitschrift f. wissensch. Zoologie II 1850. Ueber Cyclas cornea. Müller's Archiv 1855 p. 47 ff. — Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere. 1857.

6) Zoologische Untersuchungen. Giessen 1854. 3. Heft.

7) Untersuchungen der Pteropoden und Heteropoden. Leipzig 1855.

8) Anatomie und Entwicklung der Neritina fluviatilis. Müller's Archiv 1857. — Beitrag zur Anatomie von Cyclostoma elegans. Müller's Archiv 1858.

9) Histoire de l'organisation et du développement du Dentale. Annales des Sciences Naturelles. IV. série. Zoologie VI p. 223. — Histoire de l'organisation, du développement, des moeurs et des rapports zoologiques du Dentale. Paris 1858.

10) Die Perlmuschel und ihre Perlen etc. Leipzig 1859.

vorher von Sicard[1]) und Sabatier[2]), 1874 und 1877, das Drüsenepithel von Zonites algirus und von Mytilus eine nur oberflächliche Berücksichtigung erfuhr, und erst als bald darauf unser Wissen über die Funktion dieses Organs durch Hoppe-Seyler, Fredericq und Krukenberg erheblich gefördert worden war, gelang es Barfurth[3]) mit Anwendung neuerer Untersuchungsmethoden auch über das Epithel desselben mehr Licht zu verbreiten, obwohl auch er sich nur auf einige Gastropoden beschränkte.

In Nachfolgendem sollen die Untersuchungen Barfurth's an einem umfangreichen Material weitergeführt werden, da nur ein solches im Stande ist, genaueren Aufschluss über den Bau und die Thätigkeit eines so allgemein verbreiteten Organs wie der Mitteldarmdrüse zu geben, welche sich in irgend einer Form durch den ganzen Typus der Mollusken hindurch verfolgen lässt.

Von den hier in Betracht kommenden Spezies sind besonders die Nachfolgenden genauer berücksichtigt worden.

I. Lamellibranchiata.

Ostrea adulis; Pecten Jacobaeus; Mytilus edulis; Venus verrucosa; Cytherea (Artemis) exoleta; Mactra helvacea; Solecurtus strigilatus; Cardita sulcata.

II. Scaphopoda.

Dentalium Dentalis.

III. Gastropoda.

Chiton siculus (variegatus); Patella coerulea; Fissurella graeca; Haliotis tuberculata; Paludina vivipara; Vermetus gigas; Natica millepunctata; Cerithium vulgatum, Dolium galea; Tritonium cutaceum; Pterotrachea mutica. — Helix pomatia; Arion empiricorum. — Bulla (Haminea) hydatis; Gasteropteron Meckelii, Scaphander lignarius; Aplysia limacina, A. punctata; Pleurobranchaea Meckelii; Pleurobranchus Meckelii; Umbrella mediterranea; Doris tuberculata; D. argus; Chromodoris spec.; Marionia tethydea; Tethys leporina; Aeolis spec.

---

1) Recherches anatomiques et histologiques sur le Zonites algirus. Annales des Sciences Naturelles VI série. I 1874. Art. 3.

2) Anatomie de la Moule commune. ebenda série X; tome V; 1877.

3) a) Die „Leber" der Gastropoden, ein Hepatopankreas. Zoolog. Anzeiger 1880 p. 499. — b) Ueber den Bau und die Thätigkeit der Gastropodenleber. Archiv f. mikrosk. Anatomie 1883. — c) Die Exkretionsorgane von Cyclostoma elegans. Zool. Anzeig. 1883 p. 652.

IV. Pteropoda.

Hyalea tridentata.

V. Cephalopoda.

Octopus vulgaris; Eledone moschata; Sepia officinalis.

Barfurth's „Leberzellen" mögen Körnerzellen, seine „Fermentzellen" Keulenzellen oder keulenförmige Fermentzellen genannt werden. Für die dritte Zellart behalte ich den Ausdruck Kalkzellen bei.

Untersuchungsmethoden.

Die mikroskopisch-histologische Untersuchung des Drüsengewebes geschah grössentheils nach unmittelbarer Uebertragung desselben auf den Objektträger unter Zusatz von etwas Blutflüssigkeit, die dem betreffenden Thiere durch Anschneiden des Körpers entnommen wurde. Zu diesem Zwecke genügte bei den Seethieren auch schon etwas verdünntes Seewasser, während Kochsalzlösung von weniger als 1 % sich als zu salzarm erwies. Bei dieser Präparation, auch wenn man die Vertheilung des Gewebes möglichst vorsichtig bewerkstelligt, gehen zwar die meisten Zellen zu Grunde, doch bleiben immer einige davon, so bei den Cephalopoden, Haliotis, Scaphander etc. intakt; auch das zu einem Ballen vereinigte Zellsekret bleibt meist leidlich gut erhalten. — Eine völlig befriedigende Härtung des Drüsengewebes konnte ich leider nicht erzielen, am wenigsten bei den Seemollusken. Am günstigsten zeigte sich noch das Abtödten in Sublimat, welches in Aqua destillata, Seewasser oder schwachem Alkohol gelöst war, dagegen erwies sich die von Barfurth empfohlene Osmiumsäurebehandlung meist als untauglich, da dies Mittel vor Allem nicht eindringt, so dass die äusseren Theile des Objektes tief schwarz werden. Einigermassen gut geeignet zum Conserviren waren die Aplysien, theilweise auch Umbrella und Tethys, die Aeolidier, die Pulmonaten und ferner Chiton, Haliotis, Patella und die Cephalopoden. Bei vielen Prosobranchiern und anderen Mollusken wird das Gewebe hierbei jedoch so bröcklich, dass es sich in Paraffin eingeschmolzen kaum schneiden lässt. — Für die Färbung der Präparate ziehe ich hier die Einzelfärbung der Schnitte vor, nachdem ich dieselben mittels Chromgummi aufgeklebt habe, und da mir scheint, dass diese Aufklebeflüssigkeit vor anderen schon bekannten viele Vortheile besitzt, so gebe ich ihre Herstellung und Anwendung kurz an. Man löst Gummi

arabicum in Wasser zu einem dünnflüssigen Schleim und vermischt diesen mit einer Lösung von Chromalaun in Wasser, wobei ein Ueberschuss dieses Coagulationsmittels durchaus nicht schädlich ist. Die Mischung wird mit etwas Glycerin versetzt, so dass sie mit einem kleinen Pinsel auf den Objektträger aufgestrichen nicht sofort eintrocknet, sondern ein bequemes Auflegen auch einer grösseren Anzahl von Schnitten gestattet. Dieses Auflegen geschieht, indem man die trocken oder feucht geschnittenen Paraffinpräparate mit dem Pinsel etwas antupft, dann ein wenig festschmilzt und das Ganze bei mässiger Wärme (etwa 30 bis 45 ° C.) einige Minuten bis höchstens $^1/_4$ Stunde lang trocknen lässt, wobei das Gummi in einen auch in Wasser unlöslichen Zustand übergeführt wird. Das Paraffin wird jetzt in gewohnter Weise entfernt, das Lösungsmittel desselben durch Alkohol verdrängt und jede beliebige Färbung der Schnitte vorgenommen. Nur durch Fuchsin und Safranin wird die Klebeschicht in störender Weise mitgefärbt, dagegen nicht durch die Hämatoxyline, Carmine und übrigen Anilinfarbstoffe. — Nach dem Auswaschen des Tinktionsmittels führt man das Präparat durch Alkohol, Xylol, Terpentinöl oder dergl. in Balsam.

Bei der Untersuchung der Epithelbestandtheile unserer Drüse sind mikrochemische Proben von grossem Werth, welche ich meist in hergebrachter Weise durch einfaches Zufliessenlassen des Reagens vornahm, wobei ich entgegen Barfurth's Ausführungen[1]) stets befriedigende Resultate erzielt habe. Sollte der Versuch länger ausgedehnt werden, so wurde etwas Drüsensubstanz auf den Objektträger dünn aufgestrichen und durch einfaches Trocknenlassen festgeklebt, worauf das Präparat beliebig lange Zeit in dem Reagens liegen konnte.

Das Drüsenepithel.

1) Die Körnerzellen.

Das Vorkommen dieser Zellart ist ein ganz allgemeines, und nur der Klasse der Cephalopoden fehlt sie gänzlich. Jede Zelle enthält ausser dem Protoplasma und dem Kern einen meist gesonderten blasenartigen Ballen, welcher eine Anzahl mehr oder minder stark gefärbter Körner, grössere und kleinere Fettkugeln und oft zahlreiche Körperchen einschliesst, die Eiweiss-

1) Biolog. Centralblatt. 1883. p. 436.

klümpchen heissen mögen. Die farbigen Körner sind der charakteristische Bestandtheil der Zellen.

Die Grösse der Körnerzellen, wenn man ihren Durchmesser oder ihre Höhe (Länge) misst, zeigt bei den meisten Mollusken grosse Uebereinstimmungen, indem der Durchmesser zwischen 30 bis höchstens 70 μ schwankt. Bei Lamellibranchiern ist er etwa 35 μ, bei Prosobranchiern und Pulmonaten etwas grösser und erreicht wie auch bei Vermetus bei den Opisthobranchiern die grössten Werthe (Aplysia). Doch giebt es bei letzterer Ordnung auch sehr kleine Zellen, wie sich auch in Betreff anderer Punkte gerade bei den Opisthobranchiern die grössten Verschiedenheifen zeigen werden.

Die Gestalt der Körnerzellen ist in normalem Zustande derselben schwer zu bestimmen, da die Zellen überaus leicht zerstört werden oder ihre Form verlieren, indem sie sich zur Kugelgestalt abzurunden streben. Gut erhaltene Zellen sah ich öfters bei Haliotis (Fig. 2) und Scaphander. Bei diesen Thieren, sowie bei anderen, von denen Schnittpräparate hergestellt wurden, ist die Gestalt eine cylindrische, um diesen Ausdruck beizubehalten. Sie ist also, darauf kommt es hier am meisten an, weder keulig noch spitz kegelförmig, der Fuss der Zelle hat vielmehr etwa den gleichen Durchmesser wie der obere Theil derselben (Fig. 2 bis 5).

Die Gestalt des in der Zelle liegenden Körnerballens wird durch die Gestalt der ersteren bedingt; auch er wird beim Freiwerden meist kugelig oder wenigstens eiförmig, Trotz des verschiedenen Alters der Zelle ist doch die Grösse des Ballens relativ immer annähernd dieselbe, so dass in jüngeren wie auch in reiferen Zellen der grösste Raumtheil von dem Ballen eingenommen wird. Eine wirkliche Membran besitzt er nicht. Sein Inhalt besteht zunächst aus kleinen meist braun gefärbten Körnern, welche Barfurth irrthümlicher- oder ungenauerweise als „Bläschen“ bezeichnet.

Die Anzahl dieser Körner in einem Ballen unterliegt ausserordentlichen Schwankungen, selbst wenn es sich um eine und dieselbe Species handelt. Sehr wenig Körner, etwa 4 bis 6 Stück, finden sich bei Solecurtus, Pleurobranchus aurantiacus und Pleurobranchaea Meckelii, wo sie überall auch eine beträchtliche Grösse besitzen; einige mehr, 5 bis 8 Stück, bei zahlreichen anderen Mol-

lusken, wie Pecten, Capsa, Pectunculus, Mactra, Pterotrachea, Fissurella und Natica. Zahlreicher sind sie bei Chiton (10 bis 18 Stück), Haliotis, Aeolis, Marionia (20 bis 25) etc., und in noch grösserer Menge bei Aplysia und Pleurobranchus Meckelii.

Die Körner liegen meist von einander getrennt im Ballen; doch bilden sie auch zusammenhängende Päckchen, wie bei Doris spec., Notarchus und Cardita, ferner noch bei Cytherea, und, wie es scheint, auch bei Patella coerulea.

Die Grösse der Körner, wenn wir nur die fertig gebildeten in Betracht ziehen, ist grossen Variationen unterworfen, schwankt aber bei einer und derselben Molluskenspecies nur wenig, wenn man von einem besonderen Falle, dem einer Art von Quellung, hier absieht. Legt man den Längendurchmesser zu Grunde, so findet man die Grösse unter den Lamellibranchiern bei Capsa = 8 bis 12 μ (Quellung), Solen 3 bis 4 μ, Cardita sulcata 8 μ, Mytilus 4 μ, Solecurtus 12 μ (Quellung), unter den Scaphopoden bei Dentalium dentalis 4 bis 5 μ, unter den Prosobranchiern bei Vermetus, wo sie sehr gross sind, 10 μ, Fissurella 7 μ, Haliotis 6 μ, Chiton 3 μ (die nicht gequollenen), Dolium 6 bis 8 μ, Murex 4 bis 5 μ. Von Heteropoden kommt nur Pterotrachea in Betracht, wo die Länge der Körner = 7 μ ist, unter den Opisthobranchiern ist sie bei Scaphander 6 μ, Doris spec. 3 μ, Marionia 5 μ, Aplysia 5 μ, Pleurobranchus Meckelii 6 μ, Doris argus 6 μ, bei Tethys nur 3 μ und bei Aeolis nur 4 μ, bei Pleurobranchus aurantiacus dagegen 12 μ, wie auch bei Pleurobranchaea Meckelii. Auch bei den Pteropoden, wo sie quellen, können sie von 5 bis zu 10 und 12 μ erreichen.

Die Gestalt der Körner ist eine rundliche, der Kugel mehr oder weniger angenäherte. Fast kreisrund ist ihr Querschnitt (Fig. 6) bei den Lamellibranchiern, z. B. bei Pecten, Mytilus, Venus, ferner auch bei einigen Prosobranchiern, wie bei Tritonium und Chiton sowie bei gewissen Opisthobranchiern (Aplysia, (Fig. 10), Marionia). Eckig, aber doch fast isodiametrisch sind sie bei anderen Mollusken, so bei Haliotis (Fig. 8), Vermetus und Solecurtus. Hiermit im Zusammenhang steht die oberflächliche Begrenzung der Körner (ihr Contur). In einigen Fällen ist sie ganz eben und glatt, wie bei Pecten u. A., ferner auch annähernd so bei Aplysia, Solecurtus, Solen, Mytilus und andern Lamellibranchiern. Bei den meisten Prosobranchiern hingegen besitzen sie

eine mehr runzlige Oberfläche, so bei Fissurella, Dolium und Tritonium, denen sich die Heteropoden, Pulmonaten und viele Opisthobranchier wie Scaphander, Tethys, Aeolis u. s. w. anschliessen.

Die Körner besitzen eine ganz bestimmte, sie charakterisirende Färbung, die fast bei jeder Species, ja fast bei jedem Individuum wechselt. Es finden sich Abstufungen vom hellsten Gelbbraun zum Grünbraunen oder Rothbraunen, oder zum Cacao- oder Sepienbraunen hin. Je reifer das Korn ist, um so intensiver ist seine Farbe. — Kräftig rothbraun bis cacaobraun gefärbte Körner besitzen Vermetus, Aplysia, Cleodora und Tiedemannia; schwächer aber sonst ebenso gefärbte Körner besitzen Chiton, Hyalea und Doris argus. — Gelblichbraun und nicht sehr dunkel sind sie bei Haliotis, Dolium, Fissurella, Patella und Capsa; noch heller erscheinen sie bei Venus, Cytherea, Solen, Natica, Tethys, Aeolis und Pterotrachea. Ganz hell und fast farblos waren die Körner oft bei Umbrella, Doris spec., Pleurobranchus testudinarius und Pleurobranchaea Meckelii. Bei diesem kommen in anderen Individuen jedoch auch sepienbraune Körner vor. — Bei vielen Lamellibranchiern ist die Färbung derselben eine mehr braungrüne, so bei Venus, Solecurtus und Pecten. — Bei Tethys waren sie einmal intensiv rubinroth.

Die farbige Substanz ist nicht ganz gleichmässig im Korne vertheilt, sondern bildet hellere und dunklere Flecken (Fig. 10), oft mit gerüstartiger Anordnung, wie bei Cardita. Auch zwei von einander getrennte Farbstoffe kommen vor, jedoch nur, wie es scheint bei Umbrella, wo das hellgelbbraune Korn einen oder 2 grosse rothbraune Klumpen enthält. — Mit der Färbung in direktem Zusammenhang steht die Fähigkeit der Körner, das Licht zu brechen, denn je stärker sie gefärbt sind, um so höher ist diese Fähigkeit. — Man kann den Farbstoff mit Alcohol oder dergl. extrahiren, wodurch das Lichtbrechungsvermögen sofort verloren geht, und daraus ist zu schliessen, dass das Stroma des Korns aus einer farblosen, das Licht schwach brechenden Substanz, der Farbstoff jedoch aus einer das Licht stärker brechenden Materie besteht.

Die farbigen Körner enthalten in ihrem Innern, jedoch mehr nach der Oberfläche zu, ungleichmässig vertheilt eine verschiedene Anzahl von mehr oder weniger grossen, starklichtbrechenden

und oft lebhaft gefärbten Gebilden, welche Granula genannt werden mögen. Barfurth beschreibt dieselben wenig genau als „gelblich gefärbte, krümelig aussehende, unregelmässig geformte Körnchen“, und behauptet von ihnen, dass sie das eigentliche Sekret der „Leberzellen“ seien.

Diese Granula kommen nur in den oben beschriebenen Körnern vor; es kann aber umgekehrt Körner geben, denen die Granula fehlen. Hierher gehören die unreifen Körner, ferner viele der gequollenen, wie die bei Pecten, Solecurtus und Hyalea. Oft sind sie so klein, dass man sie erst mit stärkeren Systemen (Oelimmersion Winkel $^1/_{24}$) wahrnehmen kann; bei Cytherea aber fehlen sie höchstwahrscheinlich sogar völlig.

Für die Anzahl der Granula im farbigen Korn lassen sich gewisse Normen aufstellen, so verschieden dieselbe auch ist. Im Allgemeinen steht die Grösse in umgekehrtem Verhältniss zur Anzahl, doch findet es sich häufig auch, dass bei geringerer Grösse nur wenig Granula in einem Korn zu zählen sind. Auch kommt der Fall vor, dass sehr grosse Granula in grosser Menge vorhanden sind, so dass sie dicht gedrängt im Korn liegen, wie sich dies bei Pleurobranchaea Meckelii zeigt. Ein regelrechteres Verhalten weisen auf die Aplysien (Fig. 10), Pleurobranchus Meckelii, die Doris-Arten und die Pulmonaten. In reiferen Körnern ferner ist die Anzahl der Granula eine grössere als in unreifen.

Bei den Lamellibranchiern sind die Granula klein und in geringer Menge zu zählen, z. B. bei Pecten. Bei den Prosobranchiern ist das Verhältniss ein normaleres, sie sind klein aber zahlreicher. Aehnlich ist es bei den Heteropoden (Fig. 8). Unter den Opisthobranchiern zählte ich bei einer Doris tuberculata, bei Umbrella und Tethys 8 bis 12 Granula, bei Aplysia 15 bis 25 Stück, bei einer Pleurobranchaea Meckelii sogar deren 40. Die grösste absolute Menge von Granulis scheinen die Körner von Haliotis zu enthalten, wo mehr als 55 zu zählen waren.

Die Grösse der Granula ist eine sehr geringe bei fast allen Lamellibranchiern (Fig. 6) und Prosobranchiern. Bedeutender ist sie bei den Pulmonaten und Heteropoden, während sich für die Opisthobranchier keine einheitliche Regel aufstellen lässt, indem hier die kleinsten wie auch die grössten (Fig. 10) Formen anzutreffen sind. Selbst in einem und demselben Korn sind die Grössenverhältnisse oft recht verschieden. — Die geringste

Grösse der Granula, welche sie überhaupt haben können, ist die, dass sie bei etwa 650-facher Vergrösserung als kleine Pünktchen sichtbar werden, wie etwa bei den Pteropoden, wo es allerdings noch fraglich bleibt, ob die in Frage stehenden Körperchen wirklich als unsere Granula anzusehen sind. Als deutlichere Punkte hingegen erscheinen sie bei Pecten, Venus, Pterotrachea, Trochus, Dolium, Haliotis, Fissurella, Scaphander, Marionia und zuweilen bei Tethys. Etwas grösser sind sie bei Chiton, Doris Johnstonii, Solen, Vermetus, Cerithum, noch grösser dagegen bei Aplysia und Pleuroblanchaea Meckelii, wo sie 3 bis 5 μ erreichen können. (Fig. 6 bis 10.)

Die äussere Gestalt der Granula ist eine sehr konstante und kann meist als eine kugelige oder ellipsoidische bezeichnet werden, so dass sie in mittlerer Grösse meist Kugeln, in extremeren Fällen hingegen Ellipsoide bilden. — Die Oberfläche der Granula ist völlig glatt, niemals runzlig.

Die Färbung der Granula entspricht meist der des Korns, doch ist sie in der Regel intensiver. So ist oft das Korn ganz hell, die Granula sind dagegen lebhaft gefärbt, z. B. bei Arion, auch bei Doris argus, Chiton, Bulla, Cerithum u. s. w. — Oft weicht aber die qualitative Färbung der Granula erheblich von derjenigen des Korns ab, z. B. bei Doris tuber., wo einmal die ersteren lebhaft rubinroth, das letztere hellgelbbraun aussah. Von Tethys, Pleurobranchus und Umbrella lassen sich ähnliche Beispiele anführen. So hatten bei letzterer die Körner einmal eine chromgelbe, die Granula eine braunrothe Farbe. — Es findet sich aber auch der Fall, dass die Granula weniger intensiv als die Körner gefärbt sind, wie ich dies bei einer Pleurobranchaea beobachtete, wo die Granula ganz farblos erschienen.

Eine ganz charakteristische Eigenschaft der Granula ist ihr Vermögen, das Licht stark zu brechen, wodurch sie sich wesentlich von den Körnern unterscheiden; denn dieses Vermögen wird nicht von dem Farbstoff bedingt, sondern ist eine Eigenthümlichkeit der Granulasubstanz selbst, da es auch beim Entfärben derselben bestehen bleibt.

Die Granula sind schliesslich völlig homogen, ohne weitere Struktur, ähneln daher am meisten farbigen Oeltropfen.

In den meisten Fällen sind in den Körnern ausser den Granulis und etwaigen Farbstoffklümpchen (Umbrella) keine beson-

deren Einschlüsse enthalten. — Nur zuweilen, bei gewissen Opisthobranchiern, finden sich in den Körnern noch krystallartige Stäbchen, so bei Pleurobranchaea Meckelii und namentlich bei Tethys leporina. Stets waren diese Körner dann äusserst schwach oder wohl gar nicht gefärbt, und enthielten bei Tethys auch keine Granula. Daneben kamen aber bei letzterem Thiere auch gefärbte Körner mit Granulis, aber ohne Krystalle vor. Bei Pleurobranchaea hingegen waren Granula und Krystalle auch in einem und demselben Korne vereinigt, das hierbei gleichfalls blass gefärbt erschien. — Bei Tethys fanden sich die Krystalle zu jeder Jahreszeit, bei Pleurobranchaea hingegen nur im Sommer, was vielleicht aber eine ganz zufällige Erscheinung ist.

Die Form der Krystalle ist meist die eines Stäbchens, dessen beide Enden oft abgerundet oder zugespitzt sind. Sie berühren mit diesen Enden meist die Wand des Korns, in dem sie liegen. Ihr Aussehen ist in allen diesen Fällen das gleiche, sie sind durchaus farblos und starklichtbrechend. — Ihr chemisches Verhalten ist wie folgt:

In concentrirten (Salzsäure, Schwefelsäure und Essigsäure) und in verdünnten Säuren (Essigsäure) bleiben sie unverändert.

Durch Ammoniak und Kalilauge (5%) werden sie langsam gelöst.

Schnell löslich sind sie in Alcohol abs., Aether, Chloroform und andern Fettlösungsmitteln.

Nicht verändert werden sie durch Wasser bei gewöhnlicher Temperatur, beim Erwärmen jedoch verschwinden sie.

Aus diesen Reaktionen kann man schliessen, dass es Krystalle eines fettartigen Körpers sind.

Die Entstehung der farbigen Körner und ihrer Granula findet innerhalb des Zellballens statt. Die jüngeren Körner unterscheiden sich von den reiferen hauptsächlich durch ihre geringere Grösse, durch ihre blassere Färbung und durch eine geringere Anzahl von eingeschlossenen Granulis. Sie liegen meist im Fusstheile des Zellballens, verstreuen sich jedoch auch zwischen die andern Körner. Die Qualität ihrer Färbung entspricht meist derjenigen des reifen Korns, nur ist die Intensität derselben eine in absteigendem Maasse schwächere. Allein Aplysia macht hiervon eine Ausnahme, indem hier die jungen, unreifen Körner lebhaft grün erscheinen, während auf der einen Seite die jüngsten und kleinsten fast ganz farblos sind und halbreife auf der anderen Seite grünbraun aussehen. — Die jungen Körner entbehren über-

all der Granula; diese treten vielmehr erst bei weiterem Wachsthum eins nach dem andern auf, wie sich dies bei Chiton, Doris tub., Pleurobranchaea Meck. u. s. w. am besten zeigt. (Fig. 1, 3.)

Bei vielen Mollusken geht mit den reifen Körnern eine eigenthümliche Veränderung vor sich, die einer Quellung nicht unähnlich ist und daher als eine solche bezeichnet werden möge. (Fig. 1.) Sie ist am meisten verbreitet bei den Lamellibranchiern (Pecten, Solecurtus, Capsa), fand sich unter den Prosobranchiern nur bei Chiton, wurde vermisst bei Heteropoden, kommt dagegen aber auch einigen Opisthobranchiern zu, wie z. B. Tethys und Pleurobranchus aurantiacus. Schliesslich scheint dieser Vorgang auch bei den Pteropoden ein allgemeiner zu sein. — Er geht meist in der Weise von Statten, dass sich die reifen Körner nach und nach um das mehrfache ihres Volumens vergrössern, wobei sie völlige Kugelgestalt annehmen und eine ganz ebene Oberfläche erhalten, auch wenn dieselbe vorher runzlig war. Der Radius des vergrösserten Korns kann um das Doppelte zugenommen haben, so dass das Volumen desselben etwa das achtfache wird. — Dieses Wachsthum beschränkt sich jedoch auf das Stroma des Korns, indem die farbige Substanz an demselben nicht theilnimmt, sondern vielmehr in kleinen strangartig zusammenhängenden Partikeln vertheilt ist. — Ob sich die Substanz des Kornstromas hierbei geändert hat, ist ungewiss. — In mehreren Fällen z. B. bei Chiton und Tethys verschwindet auch die in dem einen Falle braunroth, im anderen Falle rubinroth gefärbte Materie völlig bei dieser Quellung, so dass in der homogen gewordenen schwachlichtbrechenden farblosen Kugel nur noch die ungleichmässig vertheilten Granula übrig bleiben.

Eine ganz eigenthümliche Erscheinung liess sich bei Doris tuberculata beobachten, wo während des Sommers in den Körnerballen grosse bläuliche und klare Kugeln zu sehen sind. Von diesen wurden die in unserem Falle gelbgefärbten Körner, welche grosse rubinrothe Granula besitzen, umgeben und eingeschlossen und schliesslich zum Verschwinden gebracht, so dass dann nur noch diese letzteren Granula in den unverändert aussehenden blauen Kugeln übrig blieben. (Fig. 3.)

Eine ganz abweichende Form der gefärbten Körner fand sich in mehreren Fällen bei jungen Aplysien, wenn dieselben etwa eine Länge von 2 bis 4 cm Länge hatten. Hier fehlen nämlich

sowohl die normalen braunrothen Körner und deren grüne Jugendformen, und als Ersatz hierfür liegen im Ballen eine entsprechende Anzahl von kupferfarbigen starklichtbrechenden Kugeln oder gar krystallartigen Körpern. In andern Fällen hingegen, bei ebenso kleinen Individuen, sind sowohl diese Gebilde wie auch die farbigen Körner vorhanden, und zwar in derselben Zelle vereinigt; und schliesslich finden sich ganz junge Thierchen, bei denen man in Betreff der Körnerzellen gar keinen Unterschied von den erwachsenen Aplysien wahrnehmen kann. — Die Form dieser Ersatzkörner ist meist eine kugelige oder eirunde, zuweilen auch die eines kurzen Stäbchens mit abgerundeten Ecken. Oft schon im frischen Zustande, meist aber bei Behandlung mit Chloroform, Wasser etc. erscheinen diese Körper auch in krystallinischer Struktur als drei-, vier- oder meist sechseckige unregelmässige Figuren von derselben Farbe, welche bald eine mehr weinrothe, kupferglänzende, zwiebelrothe bis orangerothe ist.

Chemische Eigenschaften der farbigen Körner etc.

Die farbigen Körner und die Granula besitzen gegen Reagentien ein höchst charakteristisches und für ihre Erkennung wichtiges Verhalten.

Durch conc. Salzsäure werden die reifen Körner gras- oder blaugrün gefärbt (Cardita), so dass die Intensität dieser neuen Färbung der ursprünglichen entspricht (Aplysia, Solecurtus). Es ist jedoch augenscheinlich, dass nur die farbige Substanz des Korns eine solche Veränderung erfährt, indem das farblose Stroma farblos (Cardita) bleibt. Meist bringt dann die concentrirte Säure eine weitergehende Veränderung hervor, indem sie mehr oder weniger schnell lösend auf den nunmehr grün gewordenen Farbstoff einwirkt oder ihn mit der Zeit auch völlig zerstört. Hierbei scheint das Kornstroma seine frühere Festigkeit zu verlieren, indem es weich wird, seine Form wechselt, sich etwas auseinanderbreitet oder quillt. Eine wirkliche Lösung des Korns tritt jetzt bei Aplysia z. B. noch nicht ein, dagegen geschieht dies beim Erhitzen über der Flamme. Schneller lösen sich die Körner bei Pleurobranchaea. — Im Gegensatz zu dem Kornfarbstoff wird derjenige der Granula erst nach längerer Einwirkung der Säure in derselben Weise umgewandelt. Eine Lösung der Granula scheint nicht einzutreten.

Bei Anwendung von verdünnter Salzsäure tritt dasselbe Resultat ein, jedoch entsprechend langsamer und in geringerem Grade.

Von der Wirkung concentrirter Schwefelsäure gilt im Allgemeinen dasselbe, was oben gesagt worden ist. Die Grünfärbung tritt jedoch meist schneller auf; eine Lösung der Aplysienkörner scheint auch schon bei gewöhnlicher Temperatur statt zu haben. — Auch in dieser Säure sind die Granula selbst beim Erhitzen unlöslich (Aplysia); nur bei einigen Mollusken (Vermetus) ist dies nicht der Fall.

Aehnlich wie die vorigen Reagentien verhält sich Salpetersäure. Gar keine Einwirkung hingegen lässt Osmiumsäure erkennen. Essigsäure gibt in seltneren Fällen eine ähnliche Reaktion wie Salz- und Schwefelsäure; meist tritt nur eine Entfärbung ein, wozu auch längere Zeit nöthig ist.

Ammoniak übt auf die farbigen Körner eine geringe Wirkung aus, denn der Farbstoff verblasst meist erst nach längerer Zeit (Capsa, Vermetus). Eine Auflösung des Kornstromas scheint nur zuweilen vor sich zu gehen (Doris). — Die Granula bleiben in allen Fällen völlig unverändert.

Noch geringere Erfolge lassen sich mit 5%-iger Kalilauge erzielen, selbst wenn man die Körner in dieser Flüssigkeit erhitzt (Aplysia). Ein allmähliches Verblassen des Farbstoffs findet schliesslich statt.

Durch Alcohol werden die Körner recht langsam und auch nur unvollständig entfärbt, die Granula bleiben fast unverändert, und nur bei langer Einwirkung verblassen auch sie.

Eine schnellere Entfärbung wird hervorgerufen durch Aether, Chloroform u. s. w., doch ist auch hier dieselbe oft keine vollständige.

Glycerin wirkt im Gegensatz zu Barfurth's Angaben ähnlich wie Alcohol, nur noch langsamer.

Dasselbe lässt sich von Wasser aussagen.

Beim Erhitzen werden die Körner erst grünlich gefärbt; dann verkohlen sie, verbrennen und hinterlassen einen schwer sichtbaren geringen farblosen Rückstand, welcher sich in verdünnten Säuren sofort löst. Die Granula hingegen verbrennen total.

Die unreifen Körner verhalten sich im Allgemeinen wie die reifen, und da sie weniger Farbstoff enthalten, so werden sie schneller entfärbt.

Durch Farbstofflösungen wie z. B. durch Hämatoxylin oder durch die verschiedenen Carmine lassen sich die farbigen Körner wie auch die Granula kräftig tingiren. Diese Flüssigkeiten werden jedoch nur von der farbigen Substanz aufgenommen, das Stroma selbst wird kaum gefärbt.

Die oben besprochenen modifizirten Körner junger Aplysien werden gleichfalls durch Säuren kaum angegriffen; ihr Farbstoff wird jedoch extrahirt. Durch Ammoniak hingegen werden sie bald gelöst, durch Alcohol, Chloroform und Aether etwas entfärbt. Wahrscheinlich werden sie durch diese Substanzen wie auch durch Wasser in die krystallartige Form übergeführt.

Ausser den farbigen Körnern sind in den Körnerzellenballen vieler Mollusken noch Fettkügelchen enthalten. Diese können unter sich von annähernd derselben Grösse sein, wie bei Solecurtus, oder sie variiren von den kleinsten Granulis bis zu einem ziemlich konstanten Maximum hin (Aplysia). Oft sind sie eben so gross wie die Körner (Bulla), meist jedoch sind sie bedeutend kleiner z. B. bei Haliotis, Vermetus, Mytilus, Arion etc. In vielen Fällen kann das Fett auch fehlen, wie bei Hyalea, Tethys etc. — Recht verschieden ist in den reifen Ballen die Menge des Fettes resp. die Anzahl der Fettkugeln. So ist z. B. bei Solecurtus der freie Theil des Ballens davon ganz vollgepfropft, während sonst, wie bei Chiton, nur wenig Kügelchen vorhanden sind. In diesem Falle liegen sie im Fusstheile des Körnerballens. — Fast immer sind diese Fettkugeln gänzlich farblos und nur Aplysia und Bulla machen hiervon eine Ausnahme, indem sie hier theils goldgelb, theils rothbraun sind. (Fig. 1—3.)

Bei Doris tuberculata, Pleurobranchus aurantiacus, Aeolis und Hyalea scheinen diese Fettbestandtheile auch in krystallinischer Form aufzutreten und gleichen dann denjenigen, welche sich wie oben erwähnt bei Anderen innerhalb der Körner finden. Diese freien Fettkrystalle sah ich nur in der kälteren Jahreszeit (Temperatur des Seewassers ca. 12° C.).

Ein ganz eigenthümlicher Bestandtheil der Körnerballen sind schliesslich noch die Eiweissklümpchen (Fig. 11), welche aber auch in den keulenförmigen Fermentzellen ebenso verbreitet sind. Sie sind unregelmässig kugelig bis eiförmig mit runzeliger, zum Theil auch tief eingeschnürter Oberfläche. Irgendwie gefärbt sind sie nicht, haben vielmehr ein weissliches Aussehen und sind da-

bei etwas durchscheinend, indem sie den Eindruck des geronnenen Eiweisses machen. Sie sind weniger stark lichtbrechend als Fettkugeln. Ihre Grösse ist schwankend, doch übertrifft sie meist die der farbigen Körner. Im Ballen der Körnerzellen nehmen sie oft den obersten Theil ein z. B. bei Haliotis und Scaphander. Hier sind sie von den farbigen Körnern völlig gesondert. — In vielen reifen wie unreifen Körnerzellen sind solche Eiweissklümpchen niemals anzutreffen; oft finden sie sich nur in letzteren, in den unreifen Zellen. Constant scheint ihr Vorkommen zu sein bei Haliotis, Scaphander, Bulla, Dolium, Murex etc. Völlig mangeln sie hingegen den Aplysien, Tethys und wahrscheinlich sämmtlichen Lamellibranchiern, Pteropoden und Pulmonaten. Ihre grösste Verbreitung haben sie bei den Prosobranchiern.

Die chemischen Eigenschaften der Klümpchen sind wie folgt: Durch verdünnte Säuren werden sie gelöst, wobei sie meist quellen (Essigsäure).

Ebenso werden sie durch Ammoniak, Kalilauge und Soda unter Aufquellen gelöst.

In Kochsalzlösung von 10 bis 20 % bleiben sie unverändert, selbst nach 20stündiger Einwirkung. Dasselbe gilt von Seewasser, destillirtem Wasser (auch kochend angewendet), ferner von kaltem und warmem Alcohol, Chloroform u. s. w.

Durch Jodjodkalium werden sie gelbbraun gefärbt, durch Osmiumsäure leicht gebräunt.

Beim Verbrennen verschwinden sie fast völlig.

Schliesslich sei noch der bläulichen Kugeln gedacht, welche sich in Sommerexemplaren von Doris tuberculata fanden. Ihre Farbe ist bald mehr roth-violett oder blau-violett, bald mehr azurblau. Sie sind von verschiedener Grösse, welche die der an und für sich schon riesigen farbigen Körner bei weitem übersteigt. Das Innere der Kugeln ist völlig homogen, wasserklar, und macht den Eindruck einer Flüssigkeit. Es finden sich ihrer mehrere, etwa 12 bis 16 Stück in einem Zellballen. — Bei Behandlung mit Reagentien zeigen sie Folgendes: Durch conc. Säuren wird ihre Farbe in eine grünliche verwandelt, welche bald verschwindet, ohne dass die Kugel selbst gelöst wird. Eine solche Lösung tritt jedoch schnell in Ammoniak und auch in Kalilauge ein.

10 %-ige Kochsalzsolution bewirkt nur eine Schrumpfung; Alkohol, Chloroform u. s. w. extrahiren den bläulichen Farbstoff wie auch Glycerin.

Jod färbt die Kugeln gelbbraun. — Vielleicht haben wir es auch hier mit einem eiweissartigen Körper zu thun.

Ebenso vereinzelt wie das Auftreten dieser blauen Kugeln ist dasjenige eines Kalkkörpers bei Haliotis, welcher in fast jeder Körnerzelle dieses Thieres anzutreffen ist (Fig. 2). In der Mitte des Ballens quer liegend scheidet er die oben gelagerten Eiweissklümpchen von den unten liegenden angehäuften farbigen Körnern. Er ist von ansehnlicher Grösse, etwas länger als die Zelle breit ist. Seine Form ist länglich eiförmig mit mehreren Einschnürungen. Dieser Körper ist stark lichtbrechend, erscheint meist homogen, zeigt aber oft eine concentrische Schichtung. — In seinem chemischen Verhalten gleicht er den sog. Kalkkugeln aus der dritten Epithelzellart völlig.

Der im Obigen behandelte Körnerballen füllt den grössten Theil seiner Zelle aus, so dass nur noch wenig Raum für das Zellprotoplasma und den von diesem umgebenen Kern übrigbleibt. Dieser liegt immer im Fusstheile der Zelle (Aplysia etc.). Die Grösse desselben ist im Verhältniss zu derjenigen der ganzen Zelle eine recht unbedeutende; so ist sein Durchmesser bei Tethys $= 8\ \mu$ (Zelle ca. $30\ \mu$), bei Patella $= 7\ \mu$ (Zellhöhe $= 60\ \mu$). Seine Gestalt ist kugelig oder ellipsoïdisch. Meist besitzt er eine Struktur in Form eines grossmaschigen Netzwerks; niemals jedoch eine andere, welche auf karyokinetische Vorgänge einen Schluss erlaubte.

Die freie, dem Drüseninnern zugewendete Oberfläche des Epithels wird von einem alle Zellen gleichmässig überziehenden Härchensaum bedeckt, welcher bald aus kurzen, einen niedrigen Deckel bildenden Härchen, bald aus langen starren Borsten (Cephalopoden), bald aber auch aus lebhaft schwingenden langen Wimpern zusammengesetzt wird. Kurz sind die Härchen in der Mehrzahl der Fälle, so bei allen Lamellibranchiern, Prosobranchiern, Pulmonaten, Heteropoden, Pteropoden und den meisten Opisthobranchiern. Dabei sind sie so leicht zerstörbar, dass sie nur unter besonders günstigen Umständen sichtbar sind, und nur einige male sah ich sie in Form eines feinstreifigen Deckels auf den unversehrten Körnerzellen von Scaphander und Haliotis (Fig. 2), sowie auf den Keulenzellen von Gasteropteron. Bei Helix war dieser Deckel

auch nach Härtung des Gewebes in Sublimat erhalten, wobei er homogen oder feinkörnig geworden war. — Auf den Fermentzellen der Cephalopoden hingegen sitzen Härchen, die um vieles dicker und höher und zugleich widerstandsfähiger gegen äussere Einflüsse sind. Ihre Länge beträgt 7 bis 9 μ. — Ein echtes Wimperepithel schliesslich findet sich nach Lacaze-Duthiers bei Pleurobranchus aurantiacus, und nach meinen Beobachtungen auch bei Pleurobranchaea Meckelii und Doris tuberculata (Fig. 3), fehlt hingegen vielen, wenn nicht den meisten anderen Opisthobranchiern. Diese Wimperhärchen sind noch um vieles länger als die starren Härchen der Cephalopoden, dagegen viel feiner (Fig. 2, 3, 5, 21, 30).

2) Die keulenförmigen Fermentzellen.

Das Epithel der Mitteldarmdrüse enthält noch eine zweite Art von Zellen, welche von Barfurth als Fermentzellen bezeichnet worden sind. Bei zahlreichen Mollusken sind diese Zellen so ungemein verschieden in ihrem Aussehen und in der Gestaltung ihres Inhalts, dass man sie auf den ersten Blick für mehrere verschiedene Zellarten halten könnte. Es lässt sich aber zeigen, dass alle diese Zellformen auf eine gemeinsame Grundform zurückgeführt werden können.

Diese Fermentzellen haben eine ganz allgemeine Verbreitung, mangeln vor allem nicht den Cephalopoden, wie es bei den Körnerzellen der Fall war. Dennoch existiren Mollusken, wo sich auch nicht einmal eine Andeutung derselben auffinden lässt, und bei anderen Mollusken haben sie ein ganz abweichendes Aussehen, so dass sie sich schwer mit ersteren zusammenstellen lassen. Sie fehlen, wie auch Béla Haller angiebt, bei den Chitonen, ferner bei Patella, wahrscheinlich auch bei Fissurella und bei den Pteropoden. Sehr zweifelhaft ist ihr Vorhandensein bei einer Reihe von Lamellibranchiern z. B. bei Ostrea, Solecurtus, Mytilus u. s. w., sowie bei einigen Prosobranchiern, wie Murex und Fusus. Abweichend sehen sie aus bei den Heteropoden, bei Dolium, Tethys und Marionia tethydea.

Wie die Körnerzellen so besitzen auch die Keulenzellen einen meist gesonderten blasenartigen Sekretballen, welcher mehr oder minder stark gefärbte Einschlüsse von flüssiger, schleimiger oder halbfester Consistenz enthält. Ausser diesem Sekret finden wir ferner Fettkügelchen, die schon beschriebenen Eiweissklümp-

chen, sowie in einem Falle, bei Umbrella, auch würfelförmige Krystalle.

Die Grösse dieser Fermentzellen beträgt unter den Lamellibranchiern bei Pecten $\delta = 32\,\mu$, unter den Prosobranchiern bei Tritonium und Limnaeus 40 μ, bei Cerithium weniger, und bei Vermetus bedeutend mehr. Aehnlich ist die Zellgrösse bei den Pulmonaten, während bei Opisthobranchiern grosse Verschiedenheiten bestehen. So ist sie bei Bulla $\delta = 30$, bei Aplysia $\delta = 30$ bis 40 μ, bei Pleurobranchus, Pleurobranchaea und Umbrella sogar über 70 μ. Dieselben Werthe werden auch bei den Cephalopoden erreicht. Im Allgemeinen sind also die Keulenzellen ebenso gross wie die Körnerzellen (Lamllibranchier): bei Opisthobranchiern sind sie meist etwas grösser. — Die riesigsten Zellen finden sich dort, wo der Inhalt der complicirteste ist (Umbrella, Pleurobranchaea).

Die natürliche Gestalt der reiferen Zellen ist die einer Birne oder Keule, deren breiter (oberer) Theil dem Lumen zugekehrt ist. Jüngere Zellen sind mehr cylindrisch und noch jüngere spitzkegelförmig, die jüngsten fast isodiametrisch. (Umbrella Fig. 24.)

Die Keulenzellen enthalten als Hauptbestandtheil einen vakuolen- oder blasenartigen Ballen, in dem erst das eigentliche Sekret liegt. Letzteres schwebt oft in einer farblosen oder blass gefärbten Flüssigkeit, welche nicht wie Eiweiss durch Alkohol u. s. w. zum Gerinnen gebracht wird. Oft wird der Ballen völlig von dem Sekret erfüllt z. B. bei Aplysia, so dass diese Flüssigkeit fehlt. Dieses Sekret ist, wenn man die verschiedenen Mollusken vergleicht, viel weniger gleichartig als das der Körnerzellen. Innerhalb einer und derselben Molluskenart herrscht jedoch grosse Gleichartigkeit.

Das farbige Sekret der Keulenzellen tritt theils in Form homogener Kugeln, welche flüssig sind, theils in Form von feinkörnigen Klumpen auf, welche halbfest sind. Die ersteren kommen in ihrer typischen Gestalt nur selten vor z. B. bei Aeolis (Fig. 14), Gasteropteron und Chromodoris. Sie liegen in grösserer Anzahl in einem Ballen und sind ungefähr alle von derselben Grösse. Ferner sind sie homogen, stark lichtbrechend und lebhaft gefärbt, so dass sie denselben Eindruck wie bunte Oeltröpfchen machen. Bei Aeolis sind sie etwa 2 μ gross, bei Chromo-

doris 4 bis 5 μ. Auch bei Doris tuberculata kommen zuweilen ähnliche gelbgefärbte Kugeln vor. Bei Aeolis ist die Färbung immer eine rothbraune, bei Gasteropteron eine intensiv grüne, bei Chromodoris eine gelbe.

Häufiger ist es, dass die Fermentkugeln von verschiedener Grösse sind, und je grösser sie werden, um so mehr verlieren sie ihr klares, ölartiges Aussehen, indem sie oft feinkörnig trübe werden. Hierher gehören die Keulenzellen von Doris, Umbrella, wo sie meist klar bleiben, sowie die von den Aplysien und Pleurobranchaea, wo sie meist ihr Aussehen in dieser Weise verändern. Bei letzterem Thiere enthalten jüngere Zellen oft gelbe, orangefarbene, braune, braungrüne oder schliesslich blaugrüne, öltropfenartige Kugeln, welche bei zunehmendem Alter der Zelle weiter wachsen, trübe werden, zusammenstossend sich abplatten und schliesslich einen grossen Klumpen von meist dunkelbrauner Farbe bilden (Fig. 20). Oft enthält Pleurobranchaea auch Zellen mit mehreren grünen klaren Kugeln, welche entweder excentrisch oder concentrisch in eine ganz grosse ebenso gefärbte Kugel eingelagert sind.

Bleibt bei dem Wachsthum der Fermentkugeln ihre Substanz nicht mehr ölartig klar und flüssig, sondern wird sie trübe und feinkörnig, so entsteht der Uebergang zur Klumpenform des Ferments. Die Kugeln vereinigen sich dann entweder völlig, wie z. B. bei Aplysia (Fig. 23) oder der Klumpen besteht noch aus einzelnen Theilstücken, wie bei Pleurobranchaea (Fig. 20). Beides scheint bei Umbrella vorzukommen. Die Färbung des Klumpens ist meist eine kräftige, dunkle (Pleurobranchaea). Oft ist der Inhalt desselben gleichmässig feinkörnig wie bei Aplysia, oft unregelmässig grobkörnig wie bei Pleurobranchaea. Nicht selten zeigt er eigenthümliche Strukturen wie bei Umbrella, Aplysia (Fig. 23) und den Cephalopoden, welche meist in concentrischen Schichtungen bestehen.

Innerhalb der Fermentkugeln wie auch der Klumpen kommt ferner eine ganz bestimmte Differenzirung vor, welche in festeren krümelig aussehenden Körpern besteht. Diese Gebilde fehlen vielen Mollusken ganz, und finden sich nur bei einigen Opisthobranchiern z. B. bei Aplysia, Doris, Pleurobranchus und bei Pulmonaten. Bei Umbrella und Pleurobranchaea habe ich sie nicht gesehen. Ihre Grösse ist überall annähernd dieselbe, etwa

= 3 bis 5 μ; ihre Anzahl ist verschieden je nach der Grösse des Fermentkörpers, in dem sie liegen. Ist dieser eine kleinere Kugel, so enthält er nur 2, 3 oder wenig mehr solcher Krümel (Pleurobranchus), ist er ein grösserer Klumpen, so kann er bis 20 Stück enthalten. Ganz kleine Kugeln entbehren derselben meist noch. — In einer und derselben Drüse zeigen sich sowohl Fermentkörper mit solchen Krümeln wie auch ohne dieselben. Bei manchen Individuen fehlen sie auch gänzlich, während sie bei anderen sehr reichlich auftreten, ohne dass sich für diese Verschiedenheiten ein irgendwie annehmbarer Grund feststellen lässt.

Die Krümel sind halbfest flockige Körper und jedenfalls nicht krystallinischer Natur. Sie sehen fast aus, wie geronnenes Eiweiss. Ihre Färbung stimmt mit derjenigen des Fermentkörpers genau überein, nur ist sie intensiver. Auch besitzen sie eine grössere Lichtbrechungskraft. (Fig. 12, 13, 19.)

Bei Umbrella, Aplysia und Doris tuberculata können die Fermentkörper kleine gleichfalls gefärbte nadelförmige Krystalle enthalten, welche zu sternförmigen Figuren angeordnet sind (Fig. 15, 19). Sie erscheinen bei Aplysia z. B. nicht nur in einer und derselben Drüse mit den Krümeln vergesellschaftet, sondern zuweilen sogar auch in dieser Weise in einer und derselben Zelle. — Das Auftreten dieser Krystalle ist ebenso unabhängig von äusseren Umständen wie das der Krümel. — Durch äussere Einflüsse verändern die Krystallnadeln leicht ihr Aussehen, indem sie nämlich aus dem krystallförmigen festen in einen amorphen flüssigen oder flüssig erscheinenden Zustand übergehen. Hierbei entstehen zum Theil gelbe Kügelchen oder Hohlkugeln und andere ähnliche Figuren.

Zellen, welche solche Krystalle oder Krümel in sich führen, sind nicht wesentlich von den anderen Keulenzellen verschieden und nicht etwa als eine besondere Zellart anzusehen. Hiergegen spricht vor Allem, dass sich häufige Uebergänge zwischen diesen drei Modificationen zeigen, ferner auch, dass die einen oder die anderen das eine Mal völlig fehlen, das andere Mal ganz massenhaft das Drüsengewebe erfüllen.

Eine ganz vereinzelte Erscheinung sah ich bei mehreren Exemplaren von Umbrella während einer kurzen Zeit im Frühjahr. Hier lagen in den F e r m e n t k l u m p e n mehr oder minder beträchtliche Anhäufungen von leuchtend r u b i n r o t h e n K r y s t a l l e n, während die farbigen Körner zugleich rothbraune Farbstoffklümpchen auf-

wiesen. Diese Krystalle schienen theilweise regelmässige Würfel zu sein, theilweise waren es längere und kürzere Stäbe, welche eng zusammengedrängt einen grossen Theil des Klumpens einnahmen.

Bei einer Anzahl von Mollusken kommen noch andere, weniger scharf charakterisirte Einschlüsse im Fermentkörper vor, so bei Pleurobranchaea und Aplysia grobe Granulationen, welche in ihrer Grösse die Mitte halten zwischen den Krümeln und den feinen staubförmigen Körnchen, aus denen die Klumpen sonst zu bestehen pflegen. Etwas dem Aehnliches findet sich auch bei den Cephalopoden. Bei Bulla, wo die Fermentkugeln noch flüssig zu sein scheinen, enthalten dieselben weniger dicht liegende, also mehr verstreute kleinere Granulationen.

Bei Aplysia, Umbrella, Helix und bei den Cephalopoden ist eine eigenthümliche Modification der öltropfenartigen klaren Fermentkugeln zu beobachten. Denkt man sich nämlich die Farbe sowie das Lichtbrechungsvermögen des Inhalts dieser Kugeln stark verringert, das Uebrige aber völlig unverändert, so erhält man bläschenartige Flüssigkeitsvakuolen, deren Färbung oft eine ganz minimale ist und in deren Inneren entweder jene Krümel oder Krystallsterne wie gewöhnlich liegen. Besonders häufig ist diese Form bei Umbrella, während bei Doris nur die normale zu bemerken war. Die Cephalopoden hingegen enthalten nur die hierhergehörige Form mit den blassen Kugeln (Fig. 13). Bei Aplysia, Helix und den letzteren waren nur Krümel in diesen Kugeln zu finden, bei Umbrella nur Krystalle. — Eine scharfe Trennung der beiden Fermentkugeln ist nicht möglich, denn erstens scheinen Uebergänge von den einen zu den andern bei Umbrella vorhanden zu sein, und zweitens giebt es hier Zellen mit zum Theil öltropfenartigen und mit zum Theil vakuolenartigen Kugeln. Die Färbung der letzteren ist oft eine äusserst schwache (Aplysia), oft ist sie aber auch deutlich wahrnehmbar, wie bei den Cephalopoden. Die Qualität der Färbung entspricht bei Aplysia immer derjenigen der normalen Fermentkugeln; bei den Cephalopoden ist dieselbe bald eine grünlichgelbe, bald eine bräunlichgelbe, bald eine mehr violette. Bei diesen Mollusken sind die Kugeln im Gegensatz zu den übrigen von annähernd derselben Grösse; in ganz grossen Ballen können daher bis 125 Stück eng gedrängt liegen.

Die Krümel, welche in den blassen Kugeln der Aplysien liegen, sind meist stärker und mehr grünlich gefärbt als diejenigen der andern Kugeln. Auch sind sie dort oft in grösserer Menge vorhanden als hier. Bei den Cephalopoden hingegen enthält jedes Kügelchen nur 2 bis 3 Krümel. Bei zunehmender Reife beginnen in diesem Falle die Krümel selbst zu wachsen, bis sie schliesslich das ganze Kügelchen ausfüllen, wobei der flüssige Inhalt derselben verschwindet. Dabei nehmen sie in gleicher Weise eine intensivere und dunklere Farbe an.

In den bisher genannten Fällen war das klumpige Sekret immer auf ein öltropfenartiges zurückzuführen, ein Vorgang welcher sich namentlich bei Pleurobranchaea an einer ganzen fortlaufenden Kette von Zellen nachweisen lässt. Wahrscheinlich findet hier noch eine weitere Complication statt, indem sich innerhalb des Ballens um eine Anzahl oder um sämmtliche Kugeln herum eine blasenartige Vakuole bildet, welche nun ihrerseits wieder durch allmähliche Aufnahme oder Bildung von Farbstoff zu einer gefärbten Kugel wird (Fig. 20).

Ein ähnliches Zusammenballen ursprünglich einzelner Stücke zu einem Klumpen geschieht auch bei Bulla und Scaphander. Bei diesem liegt in jüngeren Zellen eine blasenartige Vakuole, in deren Mittelpunkt mehrere knollenartige zusammengebackte Körper schwimmen, welche meist eine braungelbe Farbe besitzen (Fig. 17). Sie sind trübe und besitzen eine ringförmige Schichtung. Bei weiterem Wachsthum pressen sich diese Kugelknollen dicht aneinander und bilden so einen compacten Klumpen, an dem die noch wahrnehmbaren Furchen die vorige Trennung andeuten. — Ob hier eine wirkliche Verschmelzung stattgefunden hat, bleibe zweifelhaft; eine solche findet aber bei Aplysia und Doris statt. Denkt man sich nun den Fall, dass von Anfang an nur eine einzige flüssige Sekretkugel in dem Zellballen vorhanden ist und dass diese schon frühzeitig ein feinkörnig trübes Aussehen annimmt, so erhält man schliesslich eine reife Zelle, in der ein Klumpen liegt, welcher nicht durch Zusammenfliessen von mehreren Theilstücken hervorgegangen ist. Dies ist zuweilen bei Aplysia der Fall. — Häufiger ist es jedoch, dass der Fermentklumpen gleich von Ursprung an eine festere Consistenz hat, wie sich dies ähnlich bei Scaphander und Bulla trifft. — Wahrscheinlich geschieht dies zunächst bei Vermetus, in dessen Keulenzellen ein oder zwei

dieselben zum grossen Theil ausfüllende Klumpen von kräftig dunkelbrauner Farbe liegen, deren Inhalt immer ein feinkörniger zu sein scheint. — Bei Cerithium und Natica umschliesst die reife Zelle einen einzigen grossen Klumpen von gleicher Färbung, dessen Consistenz auch bei jüngeren Zellen eine festere ist, grade wie bei Tritonium nodiferum (Fig. 22), wo sich alle Entwicklungsstadien dieser Zellen zeigen, von denen schon ganz kleine ein einziges trübe aussehendes Klümpchen führen. Auch bei Pecten dürften sich ähnliche Verhältnisse finden. Hier ist der Fermentklumpen dunkelbraungrün und besitzt eine gedrängte wellig concentrische Schichtung. Ferner werden sich wohl auch die von Barfurth als exkretorische Zellen bezeichneten Epithelelemente von Cyclostoma hier anreihen lassen.

Bei den Cephalopoden ist die klumpige Form des Zellinhalts die vorherrschende. Jüngere Keulenzellen besitzen hier eine vacuolenartige Blase, welche je nach dem Reifezustande einen kleineren oder grösseren braun gefärbten Klumpen umschliesst. Dieser enthält weitere Einschlüsse in Form von Krystallstäben, öltropfenartigen Kugeln u. s. w. (Fig. 21). Auch hier besteht der Klumpen wahrscheinlich von Anfang an aus einer feinkörnigen Masse, welche jedoch von etwas ungleichartiger Zusammensetzung ist. Ganz allgemein verbreitet treten krystallartige Gebilde im Klumpen auf. Sie bestehen aus langen Nadeln oder Stäben, welche zu mehreren vereinigt sich zum Theil durchkreuzen, zum Theil aber auch von einem Punkte radiär ausstrahlen. Sie sind völlig farblos und viel grösser und massiger als die Krystallsternchen der Umbrellen und Aplysien. Jüngeren Zellen gehen sie noch ab, auch fehlen sie vielen sonst ganz wie gewöhnlich gestalteten Fermentklumpen.

Ein wirklicher Uebergang zwischen dieser Zellform und denjenigen schon genannten Zellen mit krümeligem Inhalt der einzelnen Bläschen ist nicht vorhanden. Dennoch darf man beides wohl nicht für zwei grundverschiedene Zellarten ansehen, zumal es doch gewissermassen Zwischenformen giebt (Sepia officinalis), wo die flüssige gelbbraune Sekretkugel mehrere dunkelrothe krümelartige Körper einschliesst.

Einen noch höheren Grad von Festigheit als in den zuletzt genannten Fällen besitzt der Inhalt der Keulenzellen von Marionia und Tethys. Bei beiden liegt im oberen angeschwollenen Theile

der Zelle eine grosse vakuolenartige Blase, welche aus einer farblosen (Marionia) oder hellbraunen (Tethys) wasserklaren Flüssigkeit besteht. In dieser Flüssigkeit schwimmt der Sekretklumpen (Fig. 18). Das Protoplasma ist im spitzen Ende der Zelle angesammelt; es enthält keine Eiweissklümpchen und wohl auch keine Fettkugeln, dagegen den ovalen Kern. Die Blase ist schon in ganz jungen Zellen zu sehen, das Sekret tritt jedoch erst recht spät auf; es vergrössert sich bei zunehmender Reife mehr und mehr, bis es bei Marionia die Blase fast völlig verdrängt. Dasselbe ist meist von kugeliger Gestalt und hat bei Marionia auch eine völlig glatte, abgerundete Oberfläche, während es bei Tethys unregelmässig zackig, wie angefressen erscheint. Die Regel scheint zu sein, dass nur eine einzige derartige Sekretkugel innerhalb einer Zelle liegt. Ihre Färbung ist bei Marionia eine kräftig gelb- bis orangebraune, bei Tethys eine mehr rothbraune bis chocoladenfarbene und intensivere. Bei ersterem Mollusk sind die Kugeln fast so stark lichtbrechend wie Oeltropfen, jedoch nicht wie diese durchsichtig, sondern nur wachsartig durchscheinend. Besonders charakteristisch ist ihre Schichtung, welche aus einer geringen Anzahl (5 bis 6) concentrischer Ringe besteht. Vergesellschaftet damit ist noch eine andere Struktureigenthümlichkeit, welche bei Marionia für gewöhnlich nicht sichtbar ist, bei Tethys aber jene Schichtung oft überwiegt, nämlich eine radiäre Streifung.

Diese Sekretkugeln von Marionia und Tethys bestehen aus einer festen und ziemlich harten Substanz, denn selbst bei Anwendung stärkeren Druckes werden sie weder breitgequetscht noch zerbrechen sie.

Die Farbe des Sekrets der Keulenzellen.

Ganz gleichgültig wie das Sekret geformt ist, so hat es überall eine bald bestimmte, bald in gewissen Grenzen schwankende Farbe, welche im Allgemeinen eine bräunliche ist. Meist wächst mit der Complicirtheit und Veränderlichkeit der Formation auch die Variabilität dieser Färbung, so besonders bei Aplysia und Pleurobranchaea. Der einfachste Fall besteht bei Aeolis, wo bei allen Exemplaren die öltropfenartigen gleichgestalteten Sekretkugeln stets annähernd dieselbe braune Farbe aufweisen. Ebenso constant ist eine gelbe Färbung zu finden bei Pleurobranchus Meckelii und Doris, eine hell- resp. dunkelbraune bei Marionia und Tethys und

ebenso eine tiefdunkelbraune (cacaofarbene) bei Vermetus, Cerithium, Natica und Tritonium. Auch bei den Cephalopoden sind die Sekretklumpen meist übereinstimmend gelbbraun; der Inhalt der Vacuolenbläschen ist jedoch bald gelbgrün, dunkelbraun oder spielt in's Violette. Bei Umbrella ist die gelbe Farbe vorherrschend, bei Aplysia jedoch finden sich häufig in einem Individuum vereinigt Zellen mit verschieden gefärbtem Inhalt, z. B. solche mit grünen Krümeln in farblosen Bläschen und in gelben Kugeln, ferner solche mit gelben Krümeln in gelben Kugeln, ferner Zellen mit klumpigem braunem Sekret. Noch weiter geht die Veränderlichkeit bei Pleurobranchaea, wo man sogar verschiedene Farben in einer Zelle bemerkt.

Von besonderem Interesse wird die Färbung des Keulenzellensekrets, verglichen mit dem der Körnerzellen, welche schon was ihre Qualität anbelangt nicht immer dieselbe ist, namentlich bei den Opisthobranchiern. Grösser ist die Gleichartigkeit beider Färbungen bei den Lamellibranchiern und Pulmonaten, während die Prosobranchier den Opisthobranchiern ähneln. — In Betreff der Intensität der Farbe ergiebt sich das überraschende und in einem gewissen Gegensatze zu Barfurth's Ausführungen stehende Resultat, dass die Keulenzellen im Allgemeinen einen viel kräftiger gefärbten Inhalt als die Körnerzellen besitzen, so bei den Lamellibranchiern, bei den meisten Prosobranchiern und Opisthobranchiern, während bei den Pulmonaten oft Gleichheit vorhanden ist.

Chemische Eigenschaften des Sekrets.

Die Wirkung der Salzsäure ist fast identisch mit derjenigen der Schwefelsäure auf das Sekret. Die braunen Kugeln von Tethys werden violett verfärbt, indem zugleich ihre strahlige Struktur deutlich hervortritt. Die violetten Kugeln von Pterotrachea verändern sich auch bei längerer Einwirkung nicht in verdünnter Säure.

Durch conc. Schwefelsäure werden die braunen Kugeln von Aeolis grün gefärbt, worauf sie zusammenfliessen. Bei Chromodoris werden sie gelöst, bei Umbrella hingegen bleiben die gelben Kugeln etwas länger erhalten. Auch das klumpige Sekret ist widerstandsfähiger; die grünen Klumpen von Pecten zerfliessen nicht sofort und bei Vermetus ist schwächere Säure von ca. 2% Gehalt fast ohne Wirkung, was auch für die Klumpen von Eledone

gilt. Der krümelige Inhalt der Kugeln und Bläschen verhält sich ähnlich. Die knollenförmigen Kugeln von Scaphander werden nur langsam gelöst, diejenigen von Tethys werden erst violett, dann ebenfalls gelöst.

Einprocentige Osmiumsäure hat eine verschiedene Wirkung. Uebereinstimmend mit Nussbaum's Befunden an anderen Orten werden die Kugeln von Aeolis sofort fast ganz schwarz, bei Gasteropteron hingegen bleiben die analogen Körper durchaus unverändert. Bei anderen Mollusken wie Pleurobranchus, Doris und Aplysia tritt nur eine leichte Bräunung ein; die Kugeln von Umbrella verhalten sich wieder ganz indifferent, und überall wo das Sekret klumpig ist, findet dasselbe statt.

Conc. Essigsäure entfärbt und löst die Kügelchen von Aeolis nach ca. 15 Stunden, diejenigen von Chromodoris schon eher. Die braunen Klumpen von Aplysia werden erst grün, dann zerfliessen sie. Verdünnte Säure ist ohne Einfluss, so bei Vermetus und Pecten. — Die festen Kugeln von Tethys und Marionia werden verfärbt, zerfallen wohl auch, lösen sich aber nicht.

Durch Ammoniak werden die Kugeln von Chromodoris sofort gelöst, wie auch die Krümelbläschen von Octopus. Langsam unter Quellen gelöst werden die Klumpen der Aplysia. Die gelben Kugeln der Umbrella bleiben jedoch erhalten. Die festen Kugeln von Tethys und Marionia gehen schnell in Lösung, wie auch die von Scaphander und Bulla.

Alkohol, Aether, Chloroform u. s. w. bewirken keine Zerstörung des Sekrets; sie extrahiren aber, entgegen Barfurth's Angaben in vielen Fällen den Farbstoff desselben, so bei Pleurobranchus Meck., Aplysia, Gasteropteron, Sepia und Eledone. Unverändert hingegen bleiben die Kugeln bei Tethys und Marionia. Die Kugeln von Umbrella, Doris u. s. w. verblassen in Aether mehr als in Alkohol.

Glycerin bewirkt keine Auflösung des Sekrets, sondern nimmt den Farbstoff ähnlich wie Alkohol, oft in schwächerem Grade aus. Oft ruft es Schrumpfung der flüssigen Kugeln hervor. — Aehnlich wie Glycerin wirkt schliesslich Aqua destill.

Die flüssigen Kugeln werden also gelöst durch starke Säuren und zuweilen durch Ammoniak. In den übrigen Fällen bleiben sie meist ungelöst, werden aber dann geschrumpft, indem sie dabei zahlreiche Vacuolen erhalten, und werden oft entfärbt.

Die Sekretklumpen werden gleichfalls durch starke Säuren gelöst und in den übrigen Fällen entfärbt, ohne jedoch zu schrumpfen.

Die festen Kugeln von Tethys und Marionia verhalten sich ebenso gegen Säuren, werden aber durch Alkalien schnell gelöst und durch Alkohol, Aether u. s. w. nicht extrahirt.

Das Sekret der Keulenzellen unterscheidet sich daher in vielen Punkten von dem der Körnerzellen, indem letzteres vor Allem den Säuren und Alkalien widersteht. In Betreff des Alkohols, der Fettlösungsmittel und des Glycerins herrschen grosse Uebereinstimmungen. — Die Körner tingiren sich schliesslich mit Hämatoxylin und Carmin, was die Inhalte der anderen Zellen nicht thun.

Wie die Körnerzellen so enthalten auch diese Zellen häufig, aber nicht in so ausgedehntem Masse, Fettkügelchen. — Von annähernd derselben Grösse sind diese in mehreren Fällen z. B. bei den Cephalopoden (Fig. 21), wo sie entweder staubartig klein sind, oder auch von sehr beträchtlicher Grösse sein können. Ueberhaupt sind hier diese Fettkugeln am meisten verbreitet, während sie an anderen Orten nicht selten gänzlich fehlen, was besonders dort zutrifft, wo das Sekret selbst ein fettartiges Aussehen hat, z. B. bei Aeolis, Gasteropteron u. s. w. Bei dem Reste der Mollusken ist ihr Vorkommen kein constantes, und sie werden namentlich in sehr jungen Zellen vermisst, wie bei Aplysia, Umbrella etc. Auch bei Tethys und Marionia scheint das Fett stets zu fehlen. — In krystallförmiger Gestalt war es in den Keulenzellen niemals zu sehen.

Die bei früherer Gelegenheit besprochenen Eiweissklümpchen gehören gleichfalls den Keulenzellen an, namentlich denen der Cephalopoden und Umbrellen. Sie fehlen wie die Fettkugeln bei Aeolis, Gasteropteron, Doris (?), Tethys, Marionia, und ebenso bei Aplysia und wahrscheinlich auch den Landpulmonaten. Auch den Krümelzellen der Cephalopoden mangeln sie völlig.

Kalkkörper kommen in den Keulenzellen nicht vor, dagegen finden sich in einem Falle noch gelbe Krystallwürfel, nämlich bei Umbrella, und zwar namentlich in den jungen Zellen vergesellschaftet mit den etwa gleich grossen gelben Kugeln. Beim Reifen der Zellen verschwinden sie allmählich und machen dem Sekret Platz, wie es auch hin und wieder Exemplare von Umbrella giebt, wo sie völlig fehlen.

Diese Würfel werden durch starke Mineralsäuren erst entfärbt, dann schnell gelöst; was auch in stark verdünnten Säuren geschieht, wo jedoch eine Quellung einzutreten scheint. Aehnlich wirkt 5%-ige Kalilauge, wo die Lösung von innen heraus vor sich geht. Essigsäure ist dagegen fast ohne jede Wirkung, wie auch Ammoniak, Alcohol, die Fettlösungsmittel Aether, Benzin u. s. w., Jodjodkalium, Glycerin, Salzwasser (10%) und Aqua dest. In den meisten dieser Fälle bildet sich jedoch im Krystall eine würfelige concentrische Schichtung. Selbst starkes Kochen in Wasser ist ohne Einfluss. — Nach dem Verkohlen verbrennen die Würfel völlig, ohne einen Rückstand zu hinterlassen.

Der Kern der Keulenzellen erscheint zuweilen homogen, meist jedoch mit einem Maschenwerk ausgestattet (Fig. 21). Karyokinetische Figuren waren niemals zu bemerken, auch keine direkten Theilungen. Eine reichliche Zellvermehrung findet dennoch statt, und junge Zellen sind sehr häufig. Wie diese aber entstehen ist uns noch völlig räthselhaft.

3) Die sog. Kalkzellen.

Diese Zellen sind bei Weitem nicht so verbreitet wie ich früher[1]) angenommen hatte und wahrscheinlich fehlen sie den Lamellibranchiern völlig. Unter den Prosobranchiern kommen sie vor bei Chiton, Murex, Cerithium, Dolium und Tritonium. Sie fehlen bei Patella, Haliotis, Fissurella (?) und Paludina, und in einigen Fällen sind sie noch zweifelhaft. Allgemein scheinen sie den Pulmonaten anzugehören und den Heteropoden zu mangeln. Unter den Opisthobranchiern zeigen sie sich bei Aplysia, Marionia (?), Tethys u. A. Nicht vorhanden sind sie hingegen bei Pleurobranchaea, Pleurobranchus, Umbrella und Aeolis. Weit verbreitet finden sie sich bei den Cephalopoden.

Die Grösse dieser Zellen ist eine beträchtliche und überragt oft die der anderen Zellen. Ihre Gestalt ist im Gegensatz zu diesen letzteren fast eine isodiametrische, so dass sie im Schnitt wie ein gleichseitiges Dreieck aussehen, dessen breite Basis stets nach unten gerichtet ist und der tunica propria aufsitzt. Nur zuweilen werden die Zellen etwas spitz wie bei Tethys (Fig. 27). Niemals ragen sie aber in das Lumen mit brei-

1) Biologisch. Centralblatt. 1883. Nr. 11. p. 325.

ter Fläche, sie liegen vielmehr stets so, dass sie von den übrigen Zellen überragt werden. Aus diesem Grunde halte ich sie nicht für secernirende Epithelzellen, sondern vielmehr für Bindegewebselemente, welche mit der Eigenschaft der Drüse als Verdauungs- und sekretorisches Organ nichts zu schaffen haben. Daher besitzen diese Zellen auch keine Sekretionsblase (Ballen), sondern in ihrem grobkörnigen Protoplasma liegen gleichmässig vertheilt die sog. Kalkkugeln (Fig. 25, 27, 28).

Diese Kugeln sind oft beträchtlich gross, wie bei Dolium; von mittlerer Grösse sind sie bei Aplysia und Helix und viel kleiner sind sie bei den Cephalopoden und namentlich auch bei Tethys. — Ihre Gestalt ist in der Regel eine kugelige, häufig auch eine nierenförmige (Dolium) u. s. w.[1]). — Meist sind sie ungefärbt, zuweilen auch schwach gefärbt wie bei Marionia (Tritonia), Cerithium und namentlich bei Tethys, wo sie chromgelb erscheinen. Ebenso enthalten sie bei Aplysia und besonders bei Dolium, wenn sie eine beträchtlichere Grösse erreichen, ein chromgelb gefärbtes unregelmässig gestaltetes Centrum. — Wie bei den Kalkkörpern aus den Körnerzellen von Haliotis so ist auch hier eine Schichtung sehr oft wahrzunehmen, so namentlich bei Dolium und Aplysia (Fig. 26).

Besonders wichtig ist ihr Verhalten gegen Reagentien, welches nicht überall ein übereinstimmendes ist.

Concentrirte und verdünnte Mineralsäuren bewirken, wie schon an anderen Orten gesagt, eine schnelle Lösung der Kugeln, wobei oft noch ein schwer zu erkennender Rückstand, ein Stroma übrig bleibt, welches nach einiger Zeit gleichfalls verschwindet.

Essigsäure (conc.) hat eine verschiedene Wirkung. Lösung tritt ein bei Cerithium u. A. mit Hinterlassung eines ungelösten Stromas, welches bei den Kalkkörpern von Haliotis Schichtung zeigt. Dagegen sind die in Alcohol aufbewahrten Kugeln der Cephalopoden ganz unlöslich, sowohl in Eisessig, wie in stark verdünnter Essigsäure, wie auch beim Erhitzen damit.

Oxalsäure löst bei Haliotis die starkbrechende Substanz und in dem Stroma schlagen sich Krystalle von oxalsaurem Kalk nieder (unlöslich in Essigsäure, löslich in Salpeter- und Salzsäure).

---

1) Biolog. Centralbl. 1883. p. 325.

Ammoniak bewirkt wahrscheinlich eine Lösung der gelben Centralsubstanz sowie der gelben Kugeln von Tethys. Sonst ist kurze Behandlung mit Ammoniak ohne Einfluss (Cerithium).

Kalilauge (5 %) löst die Kugeln bei Tethys langsam, sowie die gelbe Centralmasse bei Dolium. Sonst ist sie unwirksam, auch beim Erwärmen (Murex), ruft jedoch die Schichtung zuweilen deutlich hervor, wohl durch Lösen oder Zerstören des Stromas. Bei Aplysia jedoch entstand bei starkem Erhitzen ein Aufquellen und Gelblichwerden der Kugeln unter theilweisem Zerspringen derselben. Sie wurden schwach lichtbrechend, gingen aber nicht in Lösung.

Alcohol abs. Die Kugeln von Aplysia sind nach 48stündigem Verweilen darin zum Theil unverändert, zum Theil geschichtet, oft mit gelöstem Centrum. Sonst bleiben sie in der Regel unverändert. Chloroform bewirkt nur ein schärferes Hervortreten der Schichtung (Haliotis).

Von frisch bereiteter (alcoholischer) Sublimatsolution, welche neutral reagirt, werden die Körper gelöst bei Haliotis, indem sie zuerst einen krümeligen Inhalt erhalten. Auch wo anders gehen die Kugeln beim Härten in Sublimat oft verloren.

Kochsalzlösung (10 %) lässt bei längerer Einwirkung (18 Stunden) die Körper bei Haliotis verschwinden, ebenso die Kugeln von Tritonium. Auch schwächeres Salzwasser löst bei Haliotis (5 %) und bei Aplysia (3 %) bei sehr langer Einwirkung die stark brechende Substanz.

Aqua dest. ist für gewöhnlich ohne Einfluss, auch beim Kochen (Murex). Die Körper von Haliotis jedoch werden bei längerem Kochen zerstört, indem sie ein geschichtetes Stroma hinterlassen. Auch bei längerem, ca. 24stündigem Liegen in kaltem Wasser geschieht dasselbe bei Murex, Haliotis, Cerithium und Aplysia.

Selbst (neutrale!) Jodlösungen wirken zerstörend ein, so bei Haliotis, Cerithium, Murex, Aplysia u. A., wenn man damit erhitzt oder vorher oder nachher mit Kalilauge behandelt.

Aus diesem Verhalten sieht man, dass erstens die Zusammensetzung der sog. Kalkkugeln nicht in allen Fällen dieselbe ist, da die von Tethys in Alkalien löslich und die der Cephalopoden in Essigsäure unlöslich sind. Zweitens sieht man, dass sie aus mindestens zwei Substanzen bestehen, einem wahrscheinlich or-

ganischen schwachbrechenden Stroma und einer starklichtbrechenden Einlagerung. Dazu kommt die gelbe Centralmasse von Aplysia und Dolium, welche vielleicht identisch mit den gelben Kugeln von Tethys ist. Bei diesen wird allerdings der Farbstoff durch Alcohol extrahirt, was dort nicht der Fall zu sein scheint. — Die starklichtbrechende Einlagerung enthält jedenfalls Calcium in irgendwelcher Bindung, worauf das Entstehen von oxalsaurem Kalk bei Zusatz von Oxalsäure hinweist. Als phosphorsauren Kalk kann ich jene Substanz nach obigen Reactionen jedoch nicht ansprechen, da sie zum Theil unlöslich in Essigsäure, löslich dagegen in Wasser u. s. w. ist. Es ist überhaupt danach sehr fraglich, ob diese Substanz in allen Fällen genau dieselbe ist, und es scheint mir nach Allem sehr wahrscheinlich, dass wir es hier mit organischen Kalksalzen zu schaffen haben.

Uebersicht.

I. Lamellibranchier.

a) Die Körnerzellen fehlen nirgends. Die farbigen Körner sind kugelig mit glattem Contur, von meist braungrüner oder gelbbrauner Farbe. Quellung derselben nicht selten. Die Granula punktförmig klein.

b) Die Keulenzellen fehlen wohl an mehreren Stellen. Sie enthalten meist einen braunen oder braungrünen kräftig gefärbten Klumpen, dessen Färbung intensiver als die der Körner ist.

c) Die Kalkzellen waren nirgends zu finden.

Ostrea edulis: Körner 3 bis 4 μ, gelb- bis röthlichbraun. — Keulenzellen?

Pecten Jacobaeus: Körner 3 μ, braungrün. Granula sehr klein. — Fermentklumpen dunkelbraungrün, geschichtet.

Mytilus edulis: Körner 4 μ, gelbbraun; Quellung. — Keulenzellen?

Venus verrucosa: Körner braungrün, zusammengeballt, 3 μ; Keulenzellen mit ebenso gefärbten Klumpen.

Mactra helvacea: Körner 10 μ, blass. Granula gross.

Capsa fragilis: Körner 8 bis 12 μ (gequollen) runzlig, Keulenzellen mit kleinen gelbgrünen Klümpchen.

Cardita sulcata: Körner stark runzlig, zusammengeballt. Färbung fleckigbraun. Granula klein. Keulenzellen?

Cytherea exoleta: Körner sehr klein, zusammengeballt. Ohne Granula.

II. Prosobranchier.

a) Körnerzellen mit oft blass gelbbraunen Körnern, die stark gerunzelt sind, zahlreiche Eiweissklümpchen.

b) Keulenzellen fehlen bei Chiton, Haliotis (?), Patella u. A.

c) Kalkzellen mit farblosen Kugeln. — Fehlen oft.

Chiton siculus und *marginatus*: Körner rostbraun, kugelig, glatt, 3 μ, Quellung. Granula klein, rostbraun. Keulenzellen fehlen.

Patella coerulea: Körner zusammengeballt (?) gelbbraun. Granula fehlen. Keulenzellen fehlen.

Haliotis tuberculata: Körner 6 bis 7 μ, runzlig, hellbraun, Granula sehr klein. Keulenzellen?

Murex brandaris und *trunculus*: Körner 3,5 μ, eiförmig, stark gerunzelt, gelbbräunlich. Granula dunkler. Keulenzellen?

Paludina vivipara: Körner hellgelbbraun mit dunklern Granulis.

Vermetus gigas: Körnerzellen sehr gross. Körner 10 μ, intensiv rostbraun, runzlig. Granula klein und dunkel. Keulenzellen sehr gross, mit noch dunkleren Klumpen als die Körner sind. Kalkzellen fehlen (?).

Natica millepunctata: Körner hell. Granula klein. Fermentklumpen dunkelcacaobraun, compakt.

Cerithium vulgatum: Körner hellbräunlich. Granula blass. Fermentklumpen dunkelbraun, compakt.

Dolium galea: Körner 6 bis 8 μ, sehr blass. Granula sehr klein. Keulenzellen mit 8 bis 12 grossen concentrisch geschichteten festen Kugeln, braun. Protoplasma grobkörnig, keine Blase (Ballen). — Kalkzellen gross, mit grossen Knollen.

Tritonium cutaceum: Körner blasshellbraun, 8 μ, runzlig. Granula sehr klein. Viele Eiweisklümpchen. Dunkelbrauner Fermentklumpen compakt.

III. Heteropoden (Pterotrachea mutica).

a) Körnerzellen mit sehr blassen braunen, unregelmässigen und runzligen Körnern. Granula klein.
b) Keulenzellen (?).
c) Kalkzellen fehlen.

IV. Pulmonaten.

a) Körnerzellen überall, mit hellgelbbraunen Körnern.
b) Keulenzellen überall, meist mit braunen Klumpen oder Kugeln.

Helix pomatia: Körner 5 bis 6 μ, stark runzlig mit grossen dunkleren Granulis. Fermentballen mit ebenso gefärbten kugeligen Klümpchen oder helleren Bläschen mit Krümeln. — Kalkzellen mit Kugeln.

Arion empiricorum: Körner 5 μ, unregelmässig eiförmig, kräftig grünbraun, runzlig. Granula dunkel und deutlich. Keulenzellen mit einem intensiv gefärbten Klumpen.

V. Opisthobranchier.

a) Körnerzellen überall mit hoch entwickelten Körnern.
b) Keulenzellen überall mit kräftig gefärbtem reich gestalteten Inhalt.
c) Kalkzellen theils fehlend, theils vorhanden.

Bulla hydatis: Körner gelbbraun, 5 bis 6 μ. Granula klein. Fermentblase mit mehreren festeren Krümeln oder Klumpen.

Gasteropteron Meckelii: Körner blass mit kleinen Granulis. Keulenzellen mit vielen intensiv grünen fettglänzenden Kugeln.

Scaphander lignarius: Körner 6 μ, sehr blass. Keulenzellen mit mehreren knollenartigen festen Kugeln.

Aplysia limacina und *punctata*: Körner 5 bis 6 μ, kräftig rostbraun, wenig runzlig. Granula gross von gleicher Farbe. Keulenzellen mit verschiedenem Inhalt, meist mit dunkelbraunen Klumpen, oder helleren klaren Kugeln oder Vacuolen, letztere mit Krümeln. Kalkzellen mit Kugeln.

Pleurobranchaea Meckelii: Körnerzellen bewimpert. Körner sehr gross von wechselnder Färbung. Granula sehr gross und zahlreich. Keulenzellen bewimpert mit sehr verschieden geformtem und gefärbtem Inhalt.

Pleurobranchus Meckelii: hellbraune Körner mit blassen grossen Granulis. Keulenzellen mit grossen chromgelben Kugeln; Diese mit Krümeln. — Keine Kalkzellen.

Umbrella mediterranea: Körner runzlig, blassgelb. Keulenzellen meist mit chromgelben Kugeln, oder mit grossen Klumpen, welche rubinrothe Krystalle enthalten.

Doris tuberculata: Körnerzellen bewimpert mit grossen gelben Körnern (12 μ); diese mit grossen rothen Granulis. Blaue Kugeln. — Keulenzellen mit gelben Kugeln, oft mit Krümeln.

Marionia tethydea: Körner 3 bis 5 μ, blass, runzlig. Keulenzellen mit fester brauner geschichteter Kugel.

Tethys leporina: Körner blass oder auch rubinroth, letztere mit grossen Granulis. Keulenzellen ähnlich wie bei Marionia.

Aeolis sp.: Körner blass, 3 bis 4 μ. Keulenzellen mit zahlreichen gleich grossen rothbraunen stark lichtbrechenden Kugeln.

VI. Pteropoden (Hyalea tridentata).

a) Körnerzellen überall mit kräftig braunen Körnern, Quellung.
b) Keulenzellen fehlen wahrscheinlich.
c) Kalkzellen ebenso.

VII. Cephalopoden.

a) Körnerzellen fehlen völlig.
b) Keulenzellen entweder mit Bläschen, welche Krümel enthalten oder mit gelbbraunen Klumpen, welche farblose Krystallstäbe einschliessen.
c) Kalkzellen mit Kugeln.

Octopus vulgaris, *Sepia officinalis*, fast übereinstimmend.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel II.

Fig. 1. Körnerzelle von Mytilus. An der spitzen Basis liegen Fettkügelchen, dann folgen einige unreife Körner, hierauf solche in normalem Zustande mit kleinen Granulis. Oben in der Zelle sieht man blasse gequollene Körner.

Fig. 2. Körnerzelle von Haliotis, in der unteren Hälfte mit zahlreichen hellbraunen Körnern, in der oberen Hälfte mit Eiweissklümpchen. Der Härchensaum ist niedrig.

Fig. 3. Bewimperte Körnerzelle von Doris tuberculata. Der Ballen enthält grosse bläuliche Kugeln, in denen die gelben Körner zum Theil liegen. — Zahlreiche Fettkügelchen.

Fig. 4. Schnitt durch eine Körnerzelle von Aplysia. Die Körner sind zerstört, so dass nur ein hohles Maschenwerk übrig geblieben ist. Der Kern ist homogen und eckig geworden. Behandlung: Momentan in Salpetersäure, dann in Sublimat, Alcohol u. s. w.

Fig. 5. Schnitt durch das Epithel von Patella. Links zwei reife Körnerzellen mit den halbzerstörten Körnern. Rechts eine junge Zelle derselben Art, deren protoplasmatischer Inhalt sich mit Hämatoxylin stark tingirt. Behandlung: Sublimatwasser 2 Stunden, dann Alcohol u. s. w.

Fig. 6. Dunkles kugeliges Korn von Ostrea edulis mit kleinen punktartigen Granulis.

Fig. 7. Dunkel braunes Korn von Vermetus, runzlig mit etwas grösseren Granulis.

Fig. 8. Helles unregelmässig geformtes Korn von Pterotrachea mit sehr kleinen Granulis.

Fig. 9. Runzliges Korn von Arion mit dunklen grösseren Granulis.

Fig. 10. Kugeliges glattrandiges Korn von Aplysia mit fleckiger Färbung und grossen Granulis.

Fig. 11. Eiweissklümpchen.

Fig. 12. Ballen aus einer Keulenzelle von Doris, enthaltend mehrere gelbe Kugeln, in denen gelbe Krümel liegen.

Fig. 13. Aehnliche Kugeln von Cephalopoden.

Fig. 14. Kugelig gewordene Zelle von Aeolis mit zahlreichen stark lichtbrechenden braunrothen Kugeln.

Fig. 15. Gelbe Kugel von Umbrella mit gelben Krystallsternen.

Fig. 16. Unreife Keulenzelle von Bulla. Die Blase enthält mehrere halbfeste gelbe Kügelchen.

Fig. 17. Ebensolche Zelle von Scaphander mit gelbbraunen Knöllchen.

Fig. 18. Reife Keulenzelle von Marionia oder Tethys. In der Vacuole liegt eine radiär gestreifte und concentrisch geschichtete feste braune Kugel.

Fig. 19. Dunkelbrauner Fermentklumpen von Aplysia mit Krystallsternen und Krümeln.

Fig. 20. Aehnlicher Klumpen von Pleurobranchaea mit noch dunkleren klumpigen Einschlüssen.

Fig. 21. Keulenzelle von einem Cephalopoden. An der Basis kleine Fettkügelchen. Oben in der Vacuole ein gelbbrauner Klumpen mit farblosen Krystallnadeln. Der Härchensaum ist hoch.

Fig. 22. Fermentballen von Tritonium mit einem dunkelbraunen Klumpen, Eiweissklümpchen und Fettkügelchen.

Fig. 23. Fermentklumpen von Aplysia mit geschichteter Struktur.

Fig. 24. Schnitt durch eine junge Keulenzelle von Umbrella. Ihr Protoplasma tingirt sich stark. Sie enthält gelbe Krystallwürfel und im Präparat geschrumpfte gelbe Kügelchen.

Fig. 25. Kalkzelle von Aplysia; frisch.

Fig. 26. Einzelner geschichteter Kalkkörper von Haliotis oder Dolium.

Fig. 27. Kalkzelle von Tethys, frisch. Mit gelben Kugeln.

Fig. 28. Schnitt durch eine Kalkzelle von Aplysia. Die Kugeln sind gelöst.

Fig. 29. Querschnitt durch einen Drüsenschlauch von Aeolis, Körnerzellen und Fermentzellen (mit hellen Kugeln) enthaltend.

Fig. 30. Schnitt durch ein Drüsenstück von Helix. Halbschematisch. Links eine Körnerzelle mit tingirten Körnern; dann folgt nach rechts eine spitze junge Fermentzelle mit tingirtem Protoplasma, und mehrere Körnerzellen, an deren Basis sich eine grosse Kalkzelle einschiebt, ohne das Lumen zu erreichen. Rechts eine grosse Keulenzelle mit mehreren Fermentklumpen.

(Aus dem histologischen Institut in Halle.)

Ueber die Beziehungen der cavernösen Räume im Bindegewebe der Anodonta zu dem Blutgefässsystem

von

Dr. med. **P. Schüler** aus Colberg.

Seit Flemmings Arbeiten über die Beziehungen der cavernösen Räume im Bindegewebe der Anodonta zu dem Blutgefässsystem ist zwischen diesem Autor auf der einen, Griesbach und Kollmann auf der anderen Seite ein Streit darüber, ob die Langer'schen Blasen wandlungslose Blutlacunen, oder in sich abgeschlossene schleimig metamorphosirte Zellen seien.

Langer[1]) lieferte den ersten bestimmten Nachweis für das Geschlossensein des Gefässsystems der Mollusken und für die Exi-

1) Das Gefässsystem der Teichmuschel. Denkschr. der kaiserl. Acad. d. Wissensch. 1855–56. Math.-naturw. Classe. Bd. XII.

stenz blasenförmiger Hohlräume im Bindegewebe, deren wahre Natur er jedoch nicht vollständig erkannte.

Flemming[1]) hat nun in mehreren auf einander folgenden Arbeiten die Behauptungen Langers[2]) über das Geschlossensein der Gefässe bestätigt und zugleich jene Hohlräume als Schleimzellen erwiesen. Nur insofern kann man nach seiner Meinung von Blutlacunen sprechen, als einige Gefässe, von nacktem Bindegewebe umgeben, des Endothels entbehren.

Seine Ansichten hat Flemming durch folgende Befunde gestützt. Er beobachtete an Querschnitten aus dem Mantel von Mytilus und Anodonta rundliche, mattglänzende, von einem Gerüst Zellen und Kerne tragender Balken umgebene Körper, die Langer'schen Blasen, mit deutlich differenzirtem Kern und Kernkörperchen. Färbungen frischer Osmiumschnitte in Picrocarmin oder essigsaurem Carmin und Haematoxylin stellten die Zellennatur dieser Gebilde ausser allen Zweifel. Die Kerne, mit einem oder zwei Kernkörperchen, erschienen mit einem deutlich sichtbaren Gerüst von Körnern und Fäden versehen.

Injectionen, welche bald vom Herzen, bald durch Einstich in die Mantelvene mit einer Mischung von Berlinerblau und Glycerinleim angestellt waren, drangen nicht in jene Blasen ein, zeigten vielmehr das umgebende Balkenwerk mit Farbstoff erfüllt. Für das Vorhandensein einer festen Membran an jenen blasenförmigen Zellen entscheidet sich Flemming noch aus dem Grunde, weil es ihm nie gelang, den Inhalt der einen Zelle in eine andere hineinzupressen. Zum Schluss spricht Flemming noch einmal die Ansicht aus, „dass man es hier mit einer, auf einen dünnen, vielfach verästelten Schlauch reducirten Bindesubstanz zu thun hat, welche die Wand der Blutbahn darstellt und aussen mit grossen rundlichen Zellen besetzt ist“.

Diese Form der Bindesubstanz hat nach seiner Meinung eine weite Verbreitung innerhalb der Molluskenklasse und er steht nicht an, auf sie, als den Grundtypus, die übrigen Bindesubstanzen dieser Thiere zu beziehen.

---

1) Ueber Bindesubst. und Gefässwand der Mollusken. Habilitatschr. Rostock 1871.

2) Ueber Bindesubst. u. Gefässwand im Schwellgewebe der Muscheln. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XIII.

Einen ganz entgegengesetzten Standpunkt vertreten Kollmann[1]) und Griesbach[2]). Nach Ersterem tritt das Blut aus den Capillarnetzen in Gewebslücken über, welche den Anfängen der Lymphbahnen bei den höheren Thieren gleichen und vollständig wandungslos und endothellos sind. Der genannte Autor führte seine Untersuchungen hauptsächlich an der Anodonta aus.

Das netzförmig angeordnete Balkenwerk erklärt er als ein solides Gewebe, die Langer'schen Blasen dagegen als blutführende endothellose Räume. Flemmings Resultate schreibt er den „zu prallen Injectionen" und dem ungeeigneten Object, dem Mytilus zu, bei welchem der Mantel zugleich in seiner Funktion als Eierstock von allen möglichen Zellen durchsetzt ist.

Flemming[3]) widerlegte später noch einmal die Kollmann'schen Ansichten durch Vergleichung der Blutzellen mit den Kernen der Schleimzellen. Die Kerne dieser sind durch ihre scharf gezeichnete Membran unschwer von den Blutzellen zu unterscheiden. Ferner wäre es nach Flemming undenkbar, dass in einer Blase immer nur ein Kern vorhanden wäre, während in den echten Lacunen die Blutzellen oft dicht gedrängt liegen. Gleiche Anschauungen wie Kollmann vertritt auch Griesbach[4]). Er erkennt im Bindegewebe wandungslose lacunäre Räume an. Nachdem der Verfasser auch früher die Langer'schen Blasen als Schleimzellen erklärt hat, ist er später durch neue Untersuchungen, bei welchen die Thiere in Farbstofflösungen gebracht sich mit denselben füllten, anderer Meinung geworden. In Folge dessen behauptet Griesbach nun, dass die Blutflüssigkeit in den Lacunen ströme.

In einer Erwiderung dieser Arbeit hält Flemming[5]) seine früher aufgestellten Behauptungen noch im vollen Umfange auf-

---

1) Kollmann, Bindesubst. der Acephalen. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XIII.

2) Der Kreislauf des Blutes bei den Lamellibranch., den Aplysien u. Cephalop. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XVI.

3) Ueber die Blutzellen der Acephalen u. Bemerk. über deren Blutbahnen. Arch. f. mikrosk. Anat. XIII. 1878.

4) Das Gefässsystem und die Wasseraufnahme bei den Nayaden u. Mytiliden. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie. Bd. 38.

5) Bemerk. hinsichtl. der Blutbahnen u. der Bindesubst. bei Nayaden u. Mytiliden. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 39.

recht, dass nämlich die Langer'schen Blasen Schleimzellen sind. Die von Griesbach ausgeführten Selbstinjectionen der Thiere sieht Flemming für nicht beweisend an, weil die von ihm gebrauchten Farbstoffe einfach durch Imbibition die Zellen färben können.

Zweck meiner Untersuchungen war es, diese Verhältnisse näher zu beleuchten, und dazu wurden folgende Versuche an Anadonta ausgeführt. In der Art der Versuche habe ich mich mit einigen Ausnahmen den von Flemming angegebenen angeschlossen.

Um es gleich vorweg zu sagen, bin ich bei der Anodonta zu gleichen Resultaten gelangt, wie Flemming am Mytilus.

Zuerst nahm ich eine mittelgrosse lebende Anodonta, machte Durchschnitte durch den Mantelrand und untersuchte dieselbe in kochsalzhaltigem Wasser.

In einem netzförmig angeordneten Gewebe, das einem Fachwerk glich, waren grosse blasse Räume zu erkennen, und in diesen bei genauer Einstellung dunkle Kerne, welche niemals in der Mitte dieser Räume, sondern meist wandständig lagen.

Sowohl in Kochsalzlösung als in 33% Kalilauge gelang es mir, den Inhalt dieser Räume in Gestalt heller, rundlicher oder länglicher Blasen zu isoliren.

Dieselben waren von einer zarten Membran begrenzt und enthielten einen hellen schleimigen Inhalt, in dem etwas excentrisch oder wandständig ein scharf contourirter Kern mit Kernkörperchen lag, von dem aus körnige Fäden in radiärer Richtung und auch netzförmig ausgingen.

Das mikroskopische Bild nach Härtung in absolutem Alcohol entsprach völlig der Flemming'schen[1]) Zeichnung.

Bei Härtung in Alcohol und Osmiumsäure war der Inhalt der Blasen fein gekörnt und bräunlich.

Besonders hübsche Bilder lieferte die Chlorgoldbehandlung, wodurch neben dem rothvioletten Blaseninhalt die Kerne sichtbar wurden, von denen Fäden in das Innere der Blase zogen. Auch von solchen Präparaten ist es nicht schwer, in grösserer Zahl die blasenförmigen Zellen zu isoliren.

Zur Feststellung der Beziehungen dieser Langer'schen Blasen

---

1) Habilitationsschrift. Fig. 1.

zum Blutkreislauf injicirte ich lebende Muscheln durch Einstich vom Mantel und vom Fuss aus mit einer Lösung von Berlinerblau, theils unter schwachem, theils unter starkem Druck. Die Thiere wurden dann längere Zeit in absolutem Alcohol gehärtet. An Schnitten solcher injicirter Thiere aus dem Mantelrand traf ich ein wesentlich anderes Bild, wie Kollmann und Griesbach es beschreiben. Die Blasen nämlich waren deutlich gegen die mit Injectionsmasse gefüllten Räume abgegrenzt, gleichgültig, ob die Injection eine pralle oder nur eine unvollständige war.

Nirgends war Injectionsmasse in den Blasen nachzuweisen. Dieselbe lag vielmehr den Blasen einfach auf. Von diesen Verhältnissen kann man sich besonders leicht überzeugen, wenn man injicirte Theile nach Celloidineinbettung schneidet, wodurch man auch die Gefahr vermeidet, die Injectionsmasse beim Schneiden auf die Schnittflächen der Langer'schen Zellen zu bringen. Besonders hübsche Bilder liefert die Tinction injicirter Präparate mit Eosin und Haematoxylin.

Die Selbstinjectionen, welche Griesbach benutzte, habe ich aus gleichen Gründen wie Flemming nicht angewandt.

An Querschnitten aus dem Fuss der Anodonta liegen die Langer'schen Zellen subepithelial. Ihre Struktur ist dieselbe, wie der im Mantel befindlichen.

Ohne Zweifel geht wohl aus den eben beschriebenen Präparaten mit Sicherheit hervor, dass jene Hohlräume im Mantel und Fuss der Anodonta Zellen mit einem hellen schleimartigen Inhalt sind. Denn hätte man es mit wandungslosen Blutlacunen zu thun, so würde es jedenfalls nie gelungen sein, die Blasen zu isoliren. Endlich geben die Injectionspräparate den schlagendsten Beweis für den Zellcharacter der Blasen und für ihr Abgeschlossensein vom Gefässsystem. Die Gefässe, welche von den Langer'schen Blasen begrenzt werden, sind wohl endothellos, aber nicht wandungslos. Meist bilden die Membranen der Schleimzellen die Wandung der Gefässe. Mitunter schien es mir jedoch, als ob da und dort auf den unmittelbar die Gefässlichtung begrenzenden Langer'schen Blasen ein ganz schwacher Saum von protoplasmatischer Substanz aufläge.

Ueber Wundernetze und divertikelbildende Capillaren bei nakten Amphibien und in pathologischen Neoplasmen

von

Prof. **J. Schöbl** in Prag.

Hierzu Tafel III.

Divertikelartige Ausbuchtungen der Capillaren in der Gaumenschleimhaut des Frosches kenne ich seit mehr als 20 Jahren. Im Jahre 1878 habe ich eine ganze Reihe nach meiner Injectionsmethode ausgeführte Präparate in der k. Böhm. Gesellschaft der Wissenschaften (Sitzungsberichte d. k. b. Ges. der Wiss. 1878) vorgezeigt. Schon damals war es mir nicht unbekannt, dass sich diese Gebilde nicht nur auf den Gaumen beschränken, sondern gleichfalls auf der Schleimhaut des Unterkiefers bis zur Zungenwurzel und an den Rändern derselben sowie längs der ganzen Speiseröhre vorkommen.

Auch gelangte ich bereits damals zu dem Resultate, dass sich derartige divertikeltragende Capillaren nicht nur beim Frosche vorfinden, sondern bei den meisten nackten Amphibien, deren ich überhaupt habhaft werden konnte, so bei den Gattungen Pelobates, Bufo, Bombinator Hyla und bei Salamandra. Ferner habe ich damals bereits darauf aufmerksam gemacht, dass bei Triton, wo sie gar nicht oder nur sehr spärlich vorkommen, in denselben Schleimhautparthien am Gaumen neben der Zunge und am Oesophagus, wo sie bei anderen Amphibien sich vorfinden, durch wundernetzartige Venenplexus vertreten werden. Kurze Zeit darauf habe ich ein mächtiges und prachtvolles venöses Wundernetz beim Frosch entdeckt, welches ich wegen Zeitmangel mehrere Jahre lang un-

bearbeitet liegen lassen musste, von dem ich aber glaube, dass eine genauere Darstellung nicht ohne Interesse sein dürfte, da es sich eben um ein, ich möchte sagen anatomisches und physiologisches Hausthier handelt, welches so vielfach und so genau durchforscht worden ist, dass es mir geradezu wunderbar erscheint, dass ein so mächtiges Gebilde nicht schon längst zur Beobachtung gelangte.

Es lässt sich dies vielleicht nur durch die versteckte Lage und die schwierige Injektionstechnik und Präparation, die erforderlich ist, um schöne und instruktive Präparate zu erhalten, erklären.

Am schönsten manifestirt sich das betreffende Wundernetz, wenn es mittelst meiner neuen plastischen Injektionsmethode injicirt ist, wo es dann in seiner ganzen Mächtigkeit und Pracht zu Tage tritt. Aber auch dann verlangt es eine nicht ganz leichte Präparation, wenn man es unversehrt zu Gesicht bekommen will. Das betreffende gut injicirte Thier muss vom Rücken aus in Angriff genommen werden; zuerst entfernt man vorsichtig die Schädeldecke, dann das Gehirn und die Augen, dann mit äusserster Vorsicht den mittleren Theil der Schädelbasis unterhalb des Gehirnes und Stückchen für Stückchen die vorderen Parthien der Wirbelsäule.

Sobald dies mit genügender Vorsicht geschehen ist, sieht man das betreffende Wundernetz an der Aussenfläche der oberen Pharynxwand vor sich liegen. Das betreffende venöse Wundernetz hat eine mehr oder weniger dreieckige Gestalt, wobei die Basis des langgezogenen Dreieckes gegen den Schädel, die Spitze gegen den Oesophagus zu gerichtet ist.

Es liegt dieses Wundernetz, wie bereits angedeutet wurde, auf der Aussenfläche der oberen Pharynxwand und kommt dadurch zu Stande, dass ein Theil der Venen des Oesophagus und des vordersten Magenabschnittes sich nicht in die Vena portae ergiesst, sondern eine mächtige Vene formirt, welche auf der Mitte der oberen Oesophagealwand nach vorne verläuft und welche ich vena oesophagea dorsalis media nenne. Diese Vene, in die sich noch zu beiden Seiten kleinere Oesophagealvenen ergiessen, zerfällt ungefähr in der Mitte des Oesophagus in ein Venennetz, welches nach vorne zu immer mächtiger wird und schliesslich in die beiden venae jugulares einmündet.

Es erscheint somit das betreffende venöse Wundernetz zwischen meiner vena oesophagea media recurrens und zwischen den beiden

venae jugulares interpolirt, es ist somit ein bipolares Wundernetz; den einen Pol bildet die vena oesophagea, den andern die beiden jugulares.

In das Wundernetz selbst ergiessen sich kleine Oesophagealvenen zu beiden Seiten desselben. Ausserdem Venen, welche das Blut aus den divertikeltragenden Capillaren der Gaumen- und oberen Pharyngealwand ableiten.

Die mächtigeren Venenstämme des Wundernetzes erscheinen fast durchgehends von allerfeinsten nutritiven Arterien und Capillaren umsponnen, welche aus der arteriae oesophageae ihren Ursprung nehmen. Beim Frosch fand ich das betreffende Wundernetz am prachtvollsten entwickelt, bei den Gattungen Pelobates, Bufo, Bombinator und Hyla erscheint es viel unbedeutender; dasselbe gilt von Salamandra und Triton.

Was die divertikeltragenden Capillaren anbelangt, so erscheinen dieselben beim Frosche auch am schönsten ausgebildet. Man sieht daselbst, dass die Wandungen der Capillaren divertikelartig vorgetrieben sind und eine Reihe von ziemlich dicht neben einanderstehenden Blindsäcken bilden, deren Durchmesser so ziemlich dem Durchmesser der betreffenden Capillare gleichkommt.

In den vorderen Gaumenabschnitten bilden die divertikeltragenden Capillaren beim Frosche schöne polygonale Netze (Fig. 2). Weiter nach rückwärts werden die Maschen des Netzes enger und mehr langgestreckt, um sich im Oesophagus in einigen Longitudinalfalten zu concentriren, welche bis in den vordersten Magenabschnitt hineinragen.

Bei der Gattung Bufo sind die Divertikel nur in den allervordersten Gaumenpartien angedeutet. Im weitaus grösseren Abschnitte des Gaumens sowie in allen übrigen Schleimhautregionen, wo beim Frosch divertikeltragende Capillaren vorkommen, finden sich bei Bufo ganz andere Gebilde. Nämlich in Reihen oder in Leisten angeordnete pupillenartig vorspringende Gefässschlingen (Fig. 3).

Diese Leisten bilden am Gaumen selbst zunächst polyedrische Maschen, welche nach hinten zu langgestreckt werden, um endlich in zwei Bogensysteme von Leisten überzugehen, welche ihre Convexität gegen die Medianlinie zukehren und in reine Longitudinalleisten des Oesophagus übergehen. Viele der betreffenden Leisten, namentlich in den vorderen Partien bestehen aus lauter dis-

kreten, völlig papillenartigen, mehr oder weniger complicirten Capillargefässschlingen, während in der Mehrzahl der Leisten die betreffenden Capillargefässschlingen auf lange Strecken hin zusammenhängen und förmliche Gefässschlingenkämme bilden. Diese ganze mit diesen Gefässschlingenleisten dichtbesetzte Schleimhaut bietet, mit plastischer Injectionsmasse gefüllt, ein überraschend prachtvolles Bild. Da diese Gefässschlingenleisten genau nur in jenen Schleimhautpartien von Bufo vorgefunden werden, wo sich bei Rana divertikeltragende Capillaren zeigen, so kann es wohl keinem Zweifel unterliegen, dass sie bei dieser Gattung jene Gebilde vikariirend vertreten.

Pelobates und Bombinator halten zwischen Rana und Bufo so ziemlich die Mitte, doch sind bei ihnen beiderlei Gebilde nicht mit der augenfälligen Deutlichkeit und Pracht entwickelt wie bei den beiden erstbeschriebenen Gattungen.

Bei Salamandra maculosa sind die Divertikel wieder sehr deutlich entwickelt, doch an Zahl etwas sparsamer als bei Rana und erstrecken sich über sämmtliche Schleimhautregionen wie beim Frosch. Gefässschlingenleisten kommen bei Salamandra gar nicht vor.

Bei Triton findet man wohl ab und zu etwas ausgebauchte Capillaren, welche man als divertikeltragende deuten könnte, doch kann von einer Divertikelbildung, wie sie beim Frosch vorkommt, keine Rede sein. Dafür finden sich an der Aussenfläche der oberen Pharynxwand ungemein mächtige wundernetzartige Venenplexus. Schliesslich muss ich noch erwähnen, dass ich divertikeltragende Capillaren beim Frosch in neuerer Zeit auch an anderen, als den oben angegebenen Schleimhautpartien entdeckt habe und zwar auf der Nasenschleimhaut und im Ohre; beides erscheint in Fig. 1 abgebildet.

Ebenso kann ich nicht unerwähnt lassen, dass unter den zahlreichen injicirten Froschgaumen, die ich besitze, sich ein Exemplar vorfindet, wo an einer Stelle, an der sonst divertikeltragende Capillaren vorkommen, ein schönes Wundernetz ausgebildet ist.

Aus dem Umstande nun, dass normaler Weise in denselben Schleimhautpartien divertikeltragende Capillaren mit venösen Wundernetzen vergesellschaftet vorkommen, sowie aus dem Umstande, dass bei Gattungen, wo divertikeltragende Capillaren zum grössten Theile fehlen, an ihrer Stelle mächtige Capillargefässleisten vorkommen, wie bei Bufo, und endlich aus dem Umstande, dass ab-

normer Weise an denselben Stellen, wo sonst normaler Weise nur divertikeltragende Capillaren vorzukommen pflegen, in seltenen Fällen, wahre Wundernetze vorgefunden werden, glaube ich auch zu dem Schlusse berechtigt, die betreffenden divertikeltragenden Capillaren sowie die Gefässschlingenleisten bei Bufo für Analoga von Wundernetzbildungen zu erklären, welche den Zweck haben dürften in den betreffenden Schleimhautpartien den Blutstrom zu verlangsamen.

Im Anhange erlaube ich mir auch eine kleine mehr vorläufige Mittheilung über meine neuesten Beobachtungen ähnlicher Gebilde bei neoplastischen pathologischen Blutgefässen.

Es handelt sich hier um einen collossalen äusserst interessanten Tumor, welchen ich im verflossenen Semester auf meiner Klinik extirpirt habe, und dessen genauen histologischen Befund ich später, sobald es meine äusserst beschränkte Zeit gestatten wird, zu veröffentlichen gedenke. Es wurde ein 4 jähriger Junge auf meine Klinik gebracht, aus dessen rechter Orbita ein weisslicher leicht blutender colossaler Tumor hervorragte, welcher die Grösse des halben Kopfes des betreffenden Kindes übertraf, pilzförmig von Gestalt war und an seiner Oberfläche halbkuglige drusige Prominenzen zeigte.

Nach Angabe der Eltern soll der ganze Tumor noch vor 8—10 Wochen nicht einmal eigross und in der Orbita frei beweglich gewesen sein. Ich stellte die klinische Diagnose auf Glioma retinae und entschloss mich trotz des elenden Kräftezustandes des Kindes sofort zur Operation.

Die Exstirpation war eine schwierige und musste mit exenteratio orbitae und Entfernung des Periosts derselben combinirt werden.

Mit unsäglicher Mühe gelang es mir, den ungemein weichen, fast breiigen extingirten Tumor von neugebildeten pathologischen Blutgefässen aus vollständig zu injiciren.

Die nach erfolgter Härtung vorgenommene vorläufig nur flüchtige histologische Durchforschung ergab nun geradezu überraschende Resultate, welche, so viel mir aus der Literatur bekannt ist, diesen Tumor als einzig in seiner Art erscheinen lassen.

Der Tumor ging, wie ich vermuthet hatte, von der Retina aus und war ursprünglich ein Gliom und behielt diesen seinen gliomatösen Charakter während seines intraokulären Zustandes.

Von sämmtlichen intraokulären Organen fanden sich kaum Spuren und auch die Sklera erschien durch Compression hochgradig atrophirt und degenerirt, desgleichen der Nervus opticus.

Ob die intrabulbäre gliomatöse Neubildung die Bulbuskapsel perforirt hat, und falls dies geschehen ist, wo? ist mir zur Zeit unbekannt weil, wie ich bereits erwähnt habe, ich eine erschöpfende histologische Durchforschung des Tumors noch nicht vornehmen konnte und mir auch Fälle bekannt sind, wo die extrabulbäre neoplastische Wucherung mit der intrabulbären in keinem direkten Zusammenhang steht und einen ganz anderen histologischen Charakter trägt. (So habe ich unlängst einen Bulbus, wo ich Myeloma (Sarcoma) Chorioideae diagnosticirt hatte, exstirpirt und fand im Inneren des Bulbus ein halbhaselnussgrosses scheckiges spindelzelliges Myelom, während ohne jeglichen direkten Zusammenhang extrabulbär von der Sclera ausgehend, sich ein kleines rundzelliges Melanomyelom vorfand.) Der extrabulbäre Theil des betreffenden Tumors, soweit er die ganze Orbita erfüllte, sowie auch die grosse Masse des colossalen extraorbitalen Tumors erwies sich nun nicht als Gliom, sondern als kleinzelliges Leucoglobomyelom. Doch an dieser Umwandlung war es lange noch nicht genug; oberhalb des Myeloms findet sich unter der Oberfläche eine mächtige Schicht neoplastischer glatter Muskelfasern, in welcher starke neugebildete Blutgefässe und später zu erwähnende Wundernetze eingebettet liegen, so zwar, dass man diese Partie der Geschwulst als Myom bezeichnen musste. Ausserdem sind an einzelnen Stellen, abgesehen von den bereits flüchtig erwähnten Wundernetzen, Gefässe so übermächtig entwickelt, dass sie an der betreffenden Stelle die Hauptmasse der Geschwulst ausmachen, so dass man diese Stellen als Angiome auffassen musste. Doch auch hiermit ist der Polymorphismus der Geschwulst noch lange nicht erschöpft, ein grosser Theil derselben erscheint, wie ich glaube, wohl einzig in seiner Art, mit prachtvollen colossalen neoplastischen Papillen bedeckt, welche auf den ersten Blick sehr grossen normalen Papillen gleichen. Die betreffende Partie des Tumors müsste man unbedingt als Papillom beschreiben.

Um endlich die lange Reihe voll zu machen, ändern auch die Papillen gegen die Mitte des Tumor zu ihren Charakter, die Epitheldecke wird mächtiger und schickt Fortsätze und Nester in die Tiefe des Tumors, so dass man das Bild eines exquisiten

Epitheliarcarcinom vor sich hat, wobei ich unerwähnt lassen will, dass sich, wie bei Epitheliomen, einzelne Stellen finden, wo ein drüsiger Charakter der Geschwulst hervortritt.

Nach dieser kleinen pathologischen Abschweifung, welche zum Verständniss der Sache nöthig war, komme ich endlich wieder zu den Wundernetzen und divertikeltragenden Capillaren zurück, welche mich hauptsächlich dazu bestimmt haben, diese meine Forschungen hier im Zusammenhange mit ähnlichen normalen Gebilden, wie ich sie Eingangs bei nackten Amphibien beschrieben habe, zu veröffentlichen.

Ein mächtiges arterielles bipolares Wundernetz findet sich auf einer grossen Fläche ausgebreitet unterhalb der Oberfläche des Tumor, wesentlich in jenen Partien desselben, welche von Papillen oder epitheliomatösen Wucherungen bekleidet sind. Die grossen Gefässnetze, welche unterhalb der Oberfläche dieser Tumorpartie gelegen sind, sind in diesem flächenartig ausgebreiteten Wundernetze gleichsam eingebettet, und die Arterien der Papillen nehmen zum allergrössten Theile aus ihm seinen Ursprung. Gespeist wird das betreffende Wundernetz aus den grösseren Arterien des vorerwähnten groben Gefässnetzes.

Ich habe schon früher ausser diesem eben besprochenen Wundernetz auch in anderen Tumoren Wundernetze vorgefunden, über die ich noch später Mittheilung machen werde, so bei Melanocarcinomen der Orbita, bei Melanomyelomen der Lider, bei Osteomyelomen und Chondromyelomen der Orbita, von denen ich sämmtlich gelungene Injectionspräparate besitze. Das betreffende geschilderte Wundernetz sammt den in ihm enthaltenen grossen Blutgefässen erscheint förmlich eingebettet in einer Schicht von neoplastischen glatten Muskelelementen, in einer Myomschicht. Unterhalb dieser Myomschicht liegt die eigentliche Leucoglobomyelommasse, die die Hauptmasse des Tumors ausmacht; in diese nun dringen aus den obenerwähnten grossen Arterien Capillaren, welche als divertikeltragende bezeichnet werden müssen. Die Divertikel dieser Capillaren sind wohl nicht so deutlich und regelmässig wie diejenigen, welche ich im Gaumen der Frösche beschrieben und abgebildet habe; doch ist ihre Existenz ganz klar, umsomehr als in der nächsten Nachbarschaft derselben divertikellose Capillaren vorkommen.

Auch hier erscheinen also divertikeltragende Capillaren und

Wundernetze mit einander vergesellschaftet und zwar an einer Stelle, wo gerade das üppigste Wachsthum des mit grosser Raschheit wuchernden Tumors vor sich geht, welcher Umstand, wie ich glaube, meine oben angeführte Ansicht über den Zweck der betreffenden Gebilde gleichsam bestätigt.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel III.

Fig. 1. Zeigt den Kopf und die Speiseröhre eines injicirten Frosches von oben; das Schädeldach ist entfernt, ebenso das Gehirn und die Augen; die Knochen der Schädelbasis und die Wirbelsäule. Von unten her verläuft in der Medianlinie der Speiseröhre die Vena oesophagea dorsalis media recurrens, und zerfällt in der Mitte des Oesophagus in das mächtige dreieckige, blau gehaltene venöse Wundernetz.

An der Schädelbasis am Grunde der Augenhöhlen sowie an der linken blosgelegten Nasenschleimhaut und an beiden Eustachischen Röhren sind die divertikeltragenden Capillaren dargestellt.

Fig. 2. Zeigt eine kleine injicirte Schleimhautpartie aus dem Gaumen von Rana esculenta mit divertikeltragenden Capillaren.

Fig. 3. Zeigt eine kleine injicirte Schleimhautpartie vom Gaumen von Bufo variabilis mit Gefässschlingenleisten.

Fig. 4. Zeigt ein Stückchen eines Schnittes, entnommen der oberflächlichen Partie eines Tumors. Oben ist eine der colossalen, diese Partie des Tumors bekleidenden Papillen abgebildet, unterhalb derselben grosse Gefässe, von einem arteriellen Wundernetz umgeben, und in eine Schicht neugebildeter glatter Muskulatur eingebettet. Die unterste Partie zeigt einen Theil des Leucoglobomyeloms von divertikeltragenden Capillaren durchsetzt.

Ein Mikro-Refractometer.

Von

Prof. **Sigm. Exner,**

Assistenten am physiologischen Institute zu Wien.

Hierzu Tafel IV und 2 Holzschnitte.

Seit längerer Zeit mit Untersuchungen über die optischen Eigenschaften der Muskelfasern beschäftigt, benütze ich einen kleinen Apparat, dem ich den obigen Namen beilegen will, und der mir als Hilfsapparat zum Studium gewisser Fragen auf dem Gebiete der Mikroskopie empfehlenswerth erscheint. Ich gebe im Folgenden eine Beschreibung seiner Einrichtung und seiner Wirkung; über die Versuche, zu deren Zwecken er construirt wurde, werde ich später berichten.

Entfernt man sein Auge von dem Ocular eines z. B. auf Blutkörperchen eingestellten Mikroskopes um 2—3 cm und schiebt allmählich in einer passenden Entfernung zwischen Ocular und Auge ein Kartenblatt ein, so kann der Rand desselben ziemlich nahe an die Axe des Mikroskopes heranrücken, ehe eine Verdunkelung des Sehfeldes eintritt; ist er aber etwas über die Axe vorgerückt, so ist die Verdunkelung eine vollkommene. Zwischen diesen beiden Stellungen des Kartenblattes zeigt das Sehfeld ein eigenthümliches Aussehen; es ist auf einer Seite blau, auf der anderen mehr oder weniger orange gefärbt, und die Blutkörperchen heben sich reliefartig, anscheinend mit scharfen Lichtern und Schatten vom halbverdunkelten Grunde ab[1]). Um diesen einfachen Versuch mit gutem Erfolg auszuführen, ist nur nöthig, das Kartenblatt in der richtigen Höhe über dem Ocular zu halten, und diese richtige Höhe ist durch den hellen Punkt gegeben, auf welchen das mikrospische Bild zusammen zu schrumpfen scheint, wenn man sein Auge vom Ocular des Mikroskopes bis auf deutliche Sehweite entfernt.

1) Aehnlich wie bei gewissen Arten der schiefen Beleuchtung.

Der Apparat, von dem ich spreche, besteht nun in nichts anderem, als einem passend montirten Schirm, der die Stelle des Kartenblattes vertritt, und seine Wirkung ist die, dass er schon geringe Abweichungen der Lichtstrahlen von ihrem normalen Gang durch das Mikroskop erkennen lässt. Letzteres ermöglicht je nach den Prämissen zweierlei.

Erstens, wenn es bekannt ist, ob der Brechungsindex des mikroskopisch gesehenen Objectes (z. B. einer Zelle) grösser oder kleiner ist, als der der umgebenden Substanz, lässt sich, mit grösserer Sicherheit als bisher, ein Schluss auf das Relief des Objectes ziehen; gewöhnlich springt dieses Relief in die Augen, die Dinge sehen körperlich aus als wären sie von einer Seite her scharf beleuchtet, wie dies die beigelegten Figuren von Blutkörperchen des Menschen und des Frosches zeigen (Fig. 1, Taf. IV).

Zweitens, wenn die Form des Objectes wenigstens soweit bekannt ist, dass man für eine Stelle desselben weiss, nach welcher Seite hin dasselbe an Dicke zu- oder abnimmt[1]) (es ist mir kein Fall gegenwärtig, in welchem der Mikroskopiker das anzugeben nicht in der Lage wäre), lässt sich feststellen, ob der Brechungsindex des Objectes oder der der umgebenden Substanz ein grösserer ist. Es kann hieran, wie ich sogleich zeigen werde, eine Methode geknüpft werden, wenigstens in vielen Fällen den Brechungsindex eines mikroskopischen Objectes mit ziemlicher Genauigkeit zu bestimmen, d. h. diesen Apparat als Mikrorefractometer zu benutzen.

Der sachkundige Leser wird schon erkannt haben, dass es sich hier um eine Anwendung jenes optischen Principes handelt, welches in der Benützung der unregelmässig gebrochenen Strahlen zur Entwerfung eines Bildes besteht und seine bekannteste Anwendung in Töpler's Schlierenapparat[2]) gefunden hat. Da nicht allen Mikroskopikern dieses Prinzip geläufig sein dürfte, will ich es, gleich mit Anwendung auf unseren speciellen Fall, kurz erläutern.

In beistehendem Holzschnitt stelle F das sogenannte Objectivsystem, C die Collectiv- und O die Ocularlinse eines Mikroskopes dar, A sei das Auge, xy die Axe des ganzen optischen Systemes.

---

1) Die Dicke auf die Richtung der Mikroskop-Axe bezogen.

2) Töpler, Beobachtungen nach einer neuen optischen Methode. Bonn 1864.

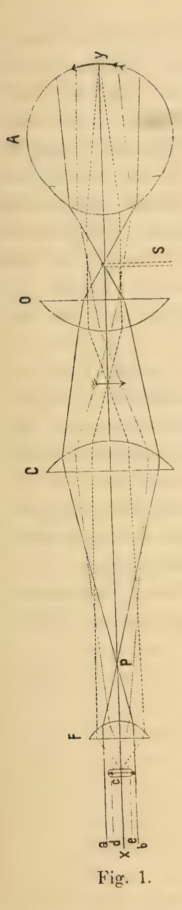


Fig. 1.

Von einem entfernten hellen Punkte werde durch den Planspiegel des Mikroskopes reflectirt, ein Cylinder paralleler Strahlen (a, b) auf die Frontlinse geworfen. Die Strahlen nehmen den durch die ausgezogenen Linien eingeschlossenen Weg. Sie werden also zweimal in einen Punkt vereinigt. Der erste derselben liegt hart über dem Objectivsystem; man sieht ihn an jedem Mikroskope, wenn man nach Entfernung der Ocularlinse in den Tubus blickt. Der zweite Vereinigungspunkt liegt über dem Ocular, man kann auch ihn, wie schon erwähnt, ohne Weiteres sehen.

Nun sei in c ein Object, auf welches das Mikroskop eingestellt ist. Würde dasselbe etwa mit auffallendem Lichte beleuchtet sein, so würden die von je einem Punkte desselben ausgehenden Strahlen den durch die gestrichelte Linie schematisirten Weg machen und bei y zu einem aufrechten Bilde führen. Ist c aber durchsichtig, wie dieses bei dünnen Schichten thierischer Gewebe der Fall zu sein pflegt, so giebt es keine Strahlen dieser Art. Es kommen nur Strahlen, die durch das Gewebe hindurchgegangen sind in Betracht. Die punctirt gezeichneten d und e seien zwei solche dem beleuchtenden Lichte angehörige Strahlen. Gesetzt, das Object e bestehe aus einer stärker brechenden Substanz als seine Umgebung und sei am Rande dünner als in der Mitte, dann werden sie in der gezeichneten Weise von ihrem Wege abgelenkt werden. Nach ihrem weitern Verlaufe durch das optische System, den ich in der Abbildung gezeichnet habe, werden sie zur Erzeugung des Bildes auf der Netzhaut beitragen, da sie durch das eingestellte Object hindurchgegangen sind.

Man bemerkt, dass an dem Punkte, an welchem der Schirm S in den Weg der Lichtstrahlen vorgeschoben wird, der Strahl, der durch die Spitze des Pfeiles gegangen ist (in der Abbildung), links,

und der durch die Federn des Pfeiles gegangen ist, rechts vom Brennpunkt des Mikroskopes verläuft. Schiebt man nun den Schirm vor (in der Zeichnung von rechts nach links), so blendet er erst die Fortsetzung des Strahles *e* ab, es wird also das Object auf der scheinbar dem Schirm gegenüberliegenden Seite dunkel werden; kommt der Schirm bis an den Brennpunkt, so verdunkelt sich das Sehfeld, nur der Strahl *d* wird in seinem Verlaufe noch nicht alterirt. Es wird also die dem Schirm scheinbar zugewendete Seite des Objectes immer noch hell erscheinen. Ist die Stellung des Schirmes so, dass die Verdunkelung des Sehfeldes keine vollständige ist, so tritt das Object auf der einen Seite hell, auf der anderen dunkel hervor.

Die Farben, in welchen das Sehfeld in diesem Falle erscheint, rühren von der chromatischen Abweichung her. Da der Brennpunkt der rothen Strahlen dem Auge näher als der der violetten liegt, so blendet der Schirm bei einer Lage zwischen diesen beiden Brennpunkten von der einen Hälfte des Sehfeldes vorwiegend die langwelligen, von der anderen vorwiegend die kurzwelligen Strahlen ab. Deshalb erscheint die dem Schirm scheinbar zugewendete Hälfte desselben blau, die andere orange.

Der Apparat selbst ist in Holzschnitt Fig. 2 durchschnitten und vergrössert dargestellt. Ueber dem Ocular (*O*) des

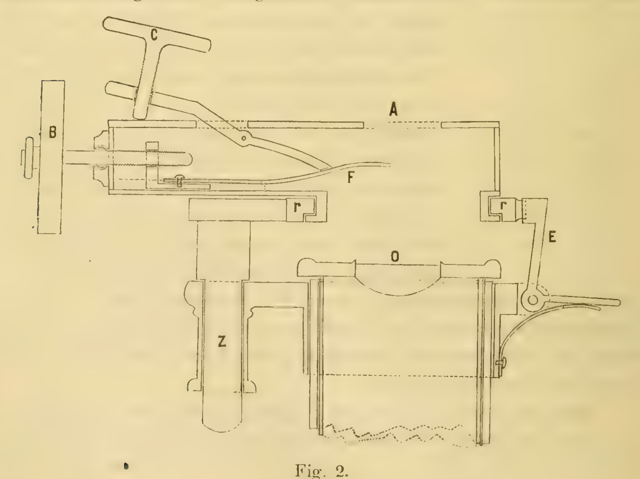


Fig. 2.

Mikroskopes ist ein Kästchen angebracht. Eine Oeffnung (A) in seiner oberen Wand erlaubt durch dasselbe, wie durch ein Ocular, in's Mikroskop hineinzublicken. Unter dieser Oeffnung befindet sich ein Schirm (F), der aus einem breiten nach oben federndem Stahlband besteht, er kann durch die Schraube B in einer Schlittenvorrichtung vor- und rückwärtsgeschoben und durch die Schraube C gehoben oder gesenkt werden.

Das ganze Kästchen ist in einem Ring, der in der Zeichnung als Durchschnitt r,r erscheint, um die Axe des Mikroskopes drehbar, wird von diesem Ring getragen, und ist durch ihn unter Vermittelung eines federnden und klemmbaren Rohrstückes an den Tubus des Mikroskopes befestigt. Um mit einem Handgriff das Apparatchen vom Ocular entfernen und frei in's Mikroskop blicken zu können, bewegt sich das Ganze in einem drehbaren Zapfen (Z) und ist mit einer Einschnappvorrichtung (E) versehen[1]).

Zur Beleuchtung benützte ich einen Gasrundbrenner, dessen Cylinder aus einer weissen bodenlosen Thonzelle, wie man solche zu galvanischen Elementen verwendet, bestand, und der aussen noch mit einem Cylinder aus Schwarzblech umgeben war. Eine runde Oeffnung von circa 1 cm Durchmesser liess die Flamme sehen, und bildet dann in der Entfernung von 1 m eine gute Lichtquelle. Es ist aber für die meisten Zwecke diese Vorrichtung unnöthig, die ganz gewöhnliche Beleuchtung des Mikroskopes mit Himmelslicht und Concavspiegel zeigt die Erscheinungen, besonders wenn man das Mikroskop in einiger Entfernung vom Fenster aufstellt, vortrefflich, ja in gewisser Beziehung besser, weil die bei Benutzung des Lichtpunktes auftretenden Beugungserscheinungen wegfallen. Die beigelegten Abbildungen von Blutkörperchen sind bei gewöhnlicher Beleuchtung mit Tageslicht und Hohlspiegel gezeichnet.

Bei starken Vergrösserungen (über Hartnack Obj. VIII) werden die Bilder zu lichtschwach. Ich versuchte in diesen Fällen elektrische Beleuchtung anzuwenden. Glühlampen gewöhnlicher Art (von der Construction Swan) geben, wie zu erwarten war, keine nennenswerth grösseren Helligkeiten als Gaslicht, und eine Bogenlampe gab zwar auch für die stärksten Wasserimmersionen

---

1) Der Apparat wird vom Mikroskopfabrikanten Karl Reichert in Wien für den Preis von circa 19 fl. ö. W. geliefert.

(Hartnack XV) genügend Licht, doch sind die Beugungserscheinungen dann schon so störend, dass wenigstens in dieser Form an eine praktische Verwerthung des Bogenlichtes nicht gedacht werden kann.

Die vorliegende Mittheilung war schon abgeschlossen, als ich eine Abhandlung Töpler's[1]) fand, in welcher er sein Princip der Schlierenbeobachtung auf das Mikroskop anwendete. Seine Vorrichtung, im Constructionsplan mit der meinen übereinstimmend, unterscheidet sich von dieser besonders dadurch, dass er den Schirm nicht über dem Ocular, sondern entsprechend dem andern Vereinigungspunkt der Strahlen über dem Objectiv, also an der Stelle *p* des Holzschnittes Fig. 1, einschiebt. Es geschieht dieses mit Hülfe eines Zwischenstückes, das oberhalb des Objectivsystemes eingeschaltet wird. Der Schirm ist nicht nach auf- und abwärts verschiebbar, vielmehr geschieht die Einstellung, welche ich durch Schraube *C* (Fig. 2) besorge, durch Verschiebung der im Objecttisch angebrachten Blendung.

Ich zweifle nicht, dass diese Einrichtung vortreffliche Dienste leistet. Auch ich habe ursprünglich den Schirm am ersten Vereinigungspunkt der Strahlen angebracht, habe aber später die andere Form gewählt, weil mir diese handlicher und zu meinen Zwecken geeigneter erschien. Töpler war es nur darum zu thun, den Effect der schiefen Beleuchtung in vollkommenerem Masse zu erzielen und Bilder zu erhalten, in welchen sich die Aenderungen der optischen Dichtigkeit deutlich aussprachen; mir war die Verwendung als Refractometer die Hauptsache, und dazu ist es nöthig, dass man mit einem Handgriff den Apparat ein- und ausschalten, dass man den Schirm um die Axe des Mikroskopes drehen kann (Töpler muss den ganzen Tubus drehen), dass man beliebige Linsen verwenden (bei Töpler muss jede Objectivlinse mit der Vorrichtung versehen werden) und dieselben leicht wechseln kann. Diese und einige andere Unbequemlichkeiten dürften den von Töpler angegebenen Vortheil der besseren Bilder aufheben. Um wievieles die Bilder bei Abblendung am unteren Vereinigungspunkte vollkommener sind, kann ich freilich nicht angeben, denn

---

1) Ueber die Methode der Schlierenbeobachtung als mikroskopisches Hilfsmittel, nebst Bemerkungen über schiefe Beleuchtung. Poggend. Annal. Bd. 27, pag. 556.

ich habe nur mit einem provisorisch zusammengestellten Apparat dieser Art gearbeitet; hierbei habe ich allerdings keinen Unterschied zu Ungunsten meiner Vorrichtung bemerkt. Auch sind die Bilder, die ich erhalte, so gut, dass sie bei den Vergrösserungen, mit denen hier überhaupt gearbeitet werden kann, kaum etwas zu wünschen übrig lassen.

Unzweifelhaft ist aus Töpler's Beschreibung zu ersehen, dass die Wirkung seiner Vorrichtung bei Weitem den bis dahin üblichen Arten schiefer Beleuchtung überlegen war, und es muss auffallen, dass seine Empfehlung letztere durch Anwendung dieser Vorrichtung zu substituiren, so wenig Beachtung fand.

So frappirend nun auch die Relief-Effecte des Apparates in vielen Fällen z. B. bei Blutkörperchen, Muskelfasern u. s. w. sind, so glaube ich doch, dass der geübte Mikroskopiker, wenn es sich ihm um die Feststellung einer Form handelt, nur bei ganz besonderen Objecten Nutzen aus dem Apparate ziehen wird. Die Ursache davon liegt in Mancherlei. In Fig. 1 *B* habe ich absichtlich ein Froschblutkörperchen abgebildet, das zwei Alveolen enthält. Sie erscheinen im entgegengesetzten Relief wie das Blutkörperchen selbst, also wie Gruben im Blutkörperchen, weil sie einen geringeren Brechungsindex haben als dieses. Hier ist die Deutung der scheinbaren Vertheilung von Licht und Schatten leicht, nicht so in manchen anderen Fällen, in welchen man im Zweifel bleiben kann, ob ein Lichteffect auf einer Differenz im Brechungsindex oder in der Dicke des Objectes beruht. Von einem Beispiel dieser Art soll alsbald die Rede sein. An Schnittpräparaten stört die Unebenheit ihrer Begrenzungsflächen.

Anders ist es bei der

Verwendung des Apparates als Refractometer.

Um seine Empfindlichkeit zu prüfen, stellte ich mir zwei Flüssigkeiten von nahezu gleichem Brechungsindex her. Die eine bestand aus einem Gemenge von gereinigtem Olivenöl mit Ethylenchlorid und hatte einen Brechungsindex

$$n = 1{,}4672;$$

die andere aus mit Wasser verdünntem Glycerin

$$n = 1{,}4669.$$

Macht man aus diesen Flüssigkeiten eine Emulsion, so sind die Tropfen derselben bei Untersuchung mit dem gewöhnlichen

Mikroskope nur mit sehr zarten Contouren zu sehen. Mit dem Refractometer erscheint jeder Tropfen als eine deutliche, von einer Seite her beleuchtete Kugel und man überzeugt sich auf den ersten Blick von dem Unterschiede zwischen ihrem Brechungsindex und dem der Umgebung. Es sind nämlich die Tropfen scheinbar auf derselben Seite, auf welcher sich der Schirm des Apparates befindet hell, auf der entgegengesetzten dunkel, wenn der Tropfen stärker bricht als die Flüssigkeit in der er suspendirt ist, und umgekehrt, wenn er schwächer bricht als diese. Auch als ich den Brechungsindex des Glycerines bis auf

$$n = 1{,}4671$$

steigerte, konnte man nicht einen Moment im Zweifel sein, welche der beiden Flüssigkeiten stärker breche.

Hierzu ist jedoch zu bemerken, dass die angeführten Brechungsverhältnisse der Flüssigkeiten mit Abbe's grossem Refractometer[1]) gemessen wurden und dieses Instrument die Grenze seiner Leistungsfähigkeit in der vierten Decimalstelle hat, derart, dass ich Fehler bis zu 3 Einheiten derselben machen kann[2]). Die obigen, sowie alle folgenden Angaben von n sind das Mittel aus mehreren Ablesungen. Ferner habe ich zwar Flüssigkeiten gewählt, deren gegenseitiges Lösungsvermögen ein Minimum ist, doch ist es nicht undenkbar, dass sie bei der Bildung der Emulsion ihr n um eine hier schon in Betracht kommende Grösse verändert hätten. Wie dem immer sei, bei den schlagenden Resultaten, welche der Apparat noch gibt, wenn die Brechungsverhältnisse der beiden Flüssigkeiten, soweit es die Messungen mit Abbe's Refractometer gestatten, einander so nahe als möglich gebracht sind, überschätze ich die Empfindlichkeit sicher nicht, wenn ich sie auf einige Einheiten der vierten Decimale angebe.

Die Messung des Brechungsindex eines mikroskopischen Objectes geschieht nun, indem man eine Flüssigkeit herstellt, welche eben noch stärker und eine andere, die eben noch schwächer bricht als das Object. Die Brechungsverhältnisse dieser Flüssigkeiten müssen dann (am bequemsten mit Abbe's grossem Refracto-

1) Neue Apparate zur Bestimmung des Brechungs- und Zerstreungsvermögens fester und flüssiger Körper. Jena 1874.

2) Vergl.: v. Fleischl, die doppelte Brechung des Lichtes in Flüssigkeiten. Wiener akad. Sitzber. Bd. 90. II. Abth. Oktob. 1884.

meter, der bei seiner Billigkeit und Vortrefflichkeit ohnehin in den meisten Laboratorien vorhanden sein dürfte und bei welchem eine Messung kaum mehr als eine Minute erfordert) bestimmt werden.

Je nach der Natur des Objectes wird man verschiedene Flüssigkeiten verwenden und dafür sorgen, dass man durch Mischung je zweier Flüssigkeiten eine Scala herstellen kann. Dabei ist es möglich, über jene Genauigkeit hinauszugehen, welche das Abbe'sche Instrument erlaubt, indem man sich noch Mischungen herstellt, welche zwischen den gut gemessenen Grenzwerthen liegen und ihren Brechungsindex entweder berechnet[1]) oder sich durch eine Anzahl von Messungen verschiedener Concentrationsgrade dieser Flüssigkeit eine Curve construirt, welche die Aenderung des Brechungsindex bei Zusatz des einen Bestandtheiles angiebt. Man kann dann interpoliren. Eine derartige Curve, die ich für ein Glycerin-Wasser-Gemisch hergestellt habe, zeigte mir, dass man innerhalb der engen Grenzen, um die es sich in einem solchen Falle handelt, die Aenderung des Index proportional dem Zusatz der einen Flüssigkeit annehmen kann.

Ich führe am Schlusse eine Anzahl von Flüssigkeiten mit ihrem Brechungsindex an, die ich bisher in Gebrauch gezogen habe.

In Bezug auf die Verwendung von mit Wasser unmischbaren Flüssigkeiten bei frischen Geweben, in welchen ein Organtheil also von einer Schicht Gewebeflüssigkeit umgeben zu sein pflegt, sei hervorgehoben, dass, sobald diese Schicht nur hinlänglich dünn ist, sie auf den Verlauf der Strahlen keinen merklichen Einfluss übt. Es ist dies einem bekannten dioptrischen Gesetze für Kugelflächen analog[2]).

Es ist nun leicht z. B. den Brechnungsindex lebender Muskelfasern zu messen, das Nähere hierüber soll in der erwähnten späteren Mittheilung besprochen werden; ein Blick auf einen Schnitt durch den Kopf des Frosch-Femurs genügt, um zu erkennen, dass die Grundsubstanz stärker bricht als die Knorpelzellen; ein Beispiel einer ausgeführten Messung will ich aber etwas näher besprechen.

---

1) Vergl. Landolt, Poggend. Ann. Bd. 123. pag. 623. 1864.

2) Vergl. Helmholtz physiol. Optik. pag. 60.

Bei Gelegenheit meiner Untersuchung „über das Sehen von Bewegungen und die Theorie des zusammengesetzten Auges“[1]) war mir darum zu thun, die optischen Constanten eines Insektenauges zu ermitteln. Ich berechnete den Brechungsindex der Cornea des Hydrophilus piceus aus der Lage des optischen Bildchens, welches eine Façette entwarf; den Brechungsindex des Glaskegels zu bestimmen hatte ich kein Mittel. Ich setzte ihn damals gleich dem der Cornea. Es war mir jetzt interessant nachzusehen, wieweit die directen Messungen mit jenen unvollkommenen Bestimmungen und Annahmen coincidiren.

Was zunächst denGlaskegel anbelangt, so fand ich denselben, frisch in einem Gemenge von Anilin und Olivenöl untersucht, von einem Brechungsindex

$$n < 1{,}5612$$
$$n > 1{,}5567.$$

Genauer liess sich die Bestimmung deshalb nicht ausführen, weil n der verschiedenen Kegel nicht ganz gleich war. Ja es fanden sich Kegel, für welche der Werth $n = 1{,}5612$ noch zu klein, und andere für welche $n = 1{,}5567$ schon zu gross schien. Die Genauigkeit der Messung geht hier also über die Gleichmässigkeit, welche die Natur, mit oder ohne functionelle Bedeutung, den Gebilden gegeben. Man wird also nicht viel fehlgehen, wenn man als Durchschnittswerth für den Krystallkegel des Hydrophilusauges setzt

$$n = 1{,}559.$$

Auffallend ist, wie wenig sich das Brechungsverhältniss dieser hornartigen Masse ändert, wenn die Thiere Monate lang in Alkohol liegen. An solchen fand ich

$$n > 1{,}5536$$
$$n < 1{,}5734.$$

Complicirter sind die Verhältnisse in der Hornhaut des Hydrophilus. Jede Façette derselben besteht aus einem soliden Chitincylinder, der vorn durch eine Fläche begrenzt wird, deren Krümmung die des mit freiem Auge sichtbaren Organes ist. Ihr Krümmungshalbmesser ist für die verschiedenen Abschnitte des Auges nicht genau gleich und beträgt in einem bestimmten Falle 1,44 mm. Der Krümmungshalbmesser der hinteren gegen den

---

1) Sitzbr. d. Wiener Akad. d. W. Bd. 72. 1875.

Krystallkegel kuppelartig vorspringenden Fläche ist 0,013 mm [1]). Vergl. Fig. 2, Taf. IV.

Legt man eine solche Cornea, nachdem sie mit dem Pinsel von den anhaftenden pigmentirten Theilen und von den Krystallkegeln gereinigt ist, auf einen durchbohrten Objectträger, so dass die vordere Fläche an Luft, die hintere an Wasser grenzt, so entwirft jede Façette ein mikroskopisches Bildchen. Aus der Entfernung dieses Bildchens von der hinteren brechenden Fläche habe ich (l. c.) den Brechungsexponenten der Substanz berechnet, aus welcher die Hornhautfaçette gebildet ist. Ich fand die enorm grosse Zahl $n = 1{,}82$.

Als ich nun mit dem Mikrorefractometer den Brechungsindex direct maass, fand ich diese Zahl falsch — und doch waren meine früheren Rechnungen und Messungen richtig. Die Erklärung hierfür liegt in einem eigenthümlichen dioptrischen Bau der Corneafaçette, durch welche sie eine viel geringere Brennweite hat, als ihr, entsprechend dem Brechungsindex und ihren brechenden Flächen, zukäme; sie steht dadurch in gewisser Analogie zur menschlichen Linse.

Bei der Bestimmung des Brechungsindex der Cornea [2]) verfuhr ich in folgender Weise. Mir war darum zu thun, auch zu sehen, ob die vorderen und hinteren Schichten gleiches Brechungsvermögen haben. Deshalb kappte ich von einer Cornea mit dem Rasirmesser ein rundliches Stück ab, und fertigte dann einige Schnitte an, welche dadurch ringförmig wurden, dass die Schnittflächen senkrecht auf den Krümmungsradius des abgekappten Stückes waren. Der äussere Rand des Ringes war demnach durch die äusseren Hornhautschichten gebildet, der innere durch die kuppelartigen Enden der Façetten, von denen an jedem Schnitt mehrere waren, die die Gestalt einer gewöhnlichen planconvexen Linse hatten, und nur durch eine schmale Brücke noch mit dem übrigen Präparate zusammenhingen. An diesen konnte ich also Messungen ausführen. Indem ich dieselben Schnitte nacheinander in verschiedene Mischungen von Monobromnaphthalin und sogen.

---

1) Diese Maasse sind aus meiner schon citirten Abhandlung genommen.

2) Da die Krystallkegel ihren Index durch langes Liegen in Alkohol nicht veränderten, so durfte ich gleiches bei der Cornea voraussetzen, maass also an Alkoholpräparaten.

flüssigen Paraffin brachte, zeigte sich der Brechungsindex der Cornea

n der äussersten u. innersten Schichten $>$ 1,4712 (Paraph. liquid. allein)
n „ „ „ „ „ $<$ 1,6608 (Monobrnaphth. allein)
n „ „ „ „ „ $>$ 1,5005
n „ „ „ „ „ $<$ 1,6145
n „ „ „ „ „ $<$ 1,5907
n „ „ „ „ „ $<$ 1,5842
n „ „ „ „ „ $<$ 1,5727
n „ „ $<$ der innersten merklich = 1,5651
n „ „ $<$ einzelner Façetten der innersten Schichten $>$ 1,5582
n „ „ $<$ der innersten Schichten $>$ 1,5517
n „ „ Schichten im Blau des Sehfeldes spurweise $<$ im Gelb merklich =, der innersten Schichten $>$ 1,5470
n „ „ Schichten im Gelb des Sehfeldes $>$ im Blau merklich =, der innersten Schichten $>$ 1,5421
n „ „ und innersten Schichten $>$ 1,5385.

Man kann demnach den Brechungsindex für die äusseren Hornhautschichten = 1,545, für die inneren Schichten = 1,565 setzen. Der gefundene Unterschied muss nicht auf eine Zunahme des Brechungsvermögens von Aussen nach Innen der Gesammtcornea bezogen werden, es kann vielmehr sein, dass er auf einem nun zu besprechenden Umstande beruht.

Betrachtet man die Gesammtcornea mit dem Mikrorefractometer, während sie mit der concaven Fläche nach oben gewendet unter dem Mikroskop liegt, so dass man einen Theil der Façetten in der Richtung ihrer Axe vor sich hat, stellt auf die Façetten der hinteren Fläche ein, so stellen sich diese, in Wasser betrachtet, natürlich als stärker brechende Medien heraus: jede bildet eine Kreisfläche, die auf der Seite des Schirmes hell erscheint. Das kann von der Brechung an der stark gewölbten hinteren Façettenfläche herrühren. Bringt man nun die Cornea in eine Flüssigkeit die ebenso stark bricht wie die Cornea in ihren hintersten Schich-

ten, so gewahrt man aber noch dasselbe Verhalten gegenüber dem Refractometer, ja man sieht auch noch ein ziemlich gutes Bildchen, welches die Façette entwirft. Dasselbe ist in einer Mischung der Fall, welche stärker bricht als irgend ein Theil der Cornea (Anilin und Olivenöl $n = 1{,}5734$). Ja, brachte ich die Cornea in die stärkst brechende der mir zur Verfügung stehenden Flüssigkeiten, in eine Barium-Quecksilber-Jodidlösung ($n = 1{,}7783$), so zeigte sich immer noch dasselbe Verhalten, immer noch erscheint die Façette hell auf Seite des Schirmes, immer noch entwirft sie ein Bildchen, welches hinter (im Mikroskope über) der gekrümmten Fläche liegt. Da der Brechungsindex der Cornea nun gewiss kleiner ist als der der Umgebung, so sollte man erwarten, dass jede Façette als Zerstreuungslinse, nicht als Sammellinse wirke. Man kann weiter die hintere gewölbte Fläche der Façette (die vordere kommt hierbei gar nicht in Betracht) ganz wegschneiden, so dass man aus der Façette einen Cylinder mit ebener Basis angefertigt hat, und immer noch entwirft derselbe ein ziemlich gutes Bildchen, dessen Lage analog der Lage ist, welche das Bildchen einer Convexlinse einnimmt.

Wie aus den obigen Messungsversuchen hervorgeht, sind die Dinge ganz anders, wenn man nicht die Corneafaçette in ihrer ganzen Dicke, sondern nur ihren hintersten Abschnitt (als planconvexe Linse) unter dem Mikroskope hat. Hier geht also in der Substanz der Corneafaçette etwas vor sich, das zu einer Wirkung, welche der einer Sammellinse ähnlich ist, führt. Was das ist, erhellt aus dem optischen Verhalten einer Façette, welche einem dünnen Schnitt angehört (s. Fig. 2, Taf. IV), der parallel den Axen der Façetten durch die Cornea geführt ist. Mit dem Refractometer erscheint jeder Façettencylinder wirklich wie ein von der Seite beleuchteter Cylinder auf der einen Seite hell, auf der anderen dunkel. Was hier vorliegt ist aber kein Cylinder, die begrenzenden Schnittflächen sind vollkommen eben, die Striemen, welche das Messer an denselben zurückgelassen hat, zeigen das auf das deutlichste. Es wird nicht nöthig sein die Frage zu discutiren, ob die Hornhautfaçetten Cylinder sind, welche eine ihrer eigenen ähnliche Masse in ihren Zwischenräumen bergen, oder ob sie sechsseitige Prismen sind, also keine Zwischenräume zwischen sich haben, jedenfalls ist keine merklich anders brechende Substanz in der ganzen Cornea zu finden. Wenn sie sich also, selbst

an Schnitten die dünner sind als ein Façettencylinder, dem Mikrorefractometer gegenüber wie Cylinder verhalten, so kann das nicht an ihrer Gestalt liegen. Sie behalten ihr Aussehen, auch wenn man sie in Schwefelkohlenstoff ($n = 1,6306$) legt.

Das geschilderte optische Verhalten der Corneafaçetten erklärt sich unter der Annahme, dass der Brechungsindex derselben von aussen nach innen zunimmt. Sie sind zu betrachten als aus conaxial in einandergesteckten Cylindern bestehend, deren innerster den stärksten Brechungsindex hat, und die äusseren successive kleinere. In der histologischen Structur braucht das natürlich nicht ausgedrückt zu sein, da die optische Dichtigkeit stetig zuzunehmen scheint.

Ich sehe in diesem Bau der Corneafaçette eine weitere Einrichtung[1]) der Natur, möglichst viele jener Strahlen, die von einem in der Axe der Façette gelegenen Punkte ausgehen, an der Spitze des Krystallkegels zu vereinigen, also beim Sehact zu verwerthen. Es ist nämlich einleuchtend, dass ein System ineinandergeschachtelter Cylinder, deren Brechungsindex in der geschilderten Weise gegen die Axe hin zunimmt, einen Strahl im Allgemeinen der Axe zuführen muss[2]). So wird es verständlicher, dass das Bildchen einer Hornhautfaçette näher liegt, als es den Krümmungen und dem Brechungsindex derselben entspricht, ja dass überhaupt noch reelle Bildchen zu Stande kommen, wo die Krümmungen im Sinne von Concavlinsen wirken, oder wenn die Krümmung der hinteren Fläche durch eine Schnittebene ersetzt ist.

Wie nun die Zeichnung (Fig. 2) ohne Weiteres ergiebt, so ist in den äussersten Theilen der Hornhaut die Schichtung nur andeutungsweise vorhanden, erst im hinteren Antheile wird die Zunahme des Brechungsindex nach der Axe der Corneafaçette deutlich. Da nun beim Abkappen der hinteren Wölbungen hauptsächlich die centraleren Partien derselben zur Beobachtung gelangen, so kann der oben gefundene Unterschied zwischen dem Brechungsvermögen der vorderen und hinteren Hornhautschichten auch als Unterschied zwischen den vorderen Schichten, und den centralen Theilen der Façette aufgefasst werden.

1) Ich habe auf diesen Punkt in der genannten Abhandlung aufmerksam zu machen gesucht.

2) Ich komme an anderem Orte auf diesen rein optischen Gegenstand zurück.

Die angeführten Beispiele mögen vorläufig genügen, um zu zeigen, dass das Mikrorefractometer für gewisse Zwecke ein nützliches Instrument sein kann, und das specielle Beispiel von der Hornhautfaçette, dass die Deutung des Bildes gelegentlich Vorsicht erheischt.

Die von mir bisher in Anwendung gezogenen Flüssigkeiten sind:

Farbloses Olivenöl	$n = 1{,}4730$
Terpentinöl	$n = 1{,}4727$
Aethylenchlorid	$n = 1{,}4463$
Dickstes Glycerin	$n = 1{,}4688$
Wasser	$n = 1{,}3347$
Dickstes Vaselin	$n = 1{,}4731$
Gereinigtes Olivenöl	$n = 1{,}4727$
Flüssiges Paraffin	$n = 1{,}4712$
Paraglobulin in wenig 1 % ClNa-Lösung aufgelöst	$n = 1{,}3607$
Leim bei circa 20° flüssig	$n = 1{,}3463$
Colloide Flüssigkeit aus einer Ovariencyste	$n = 1{,}3657$
Synovialflüssigkeit	$n = 1{,}3438$
Hühnereiweiss[1]) frisch	$n = 1{,}3590$
" "	$n = 1{,}3625$
" "	$n = 1{,}3612$
" "	$n = 1{,}3640$
Das letztgenannte Hühnereiweis 1—3 Tage unter dem Recipienten der Luftpumpe mit Schwefelsäure gestanden	$n = 1{,}4053$
Anilin	$n = 1{,}5803$
Pseudofibrin in wenig Wasser und Natronlauge aufgelöst	$n = 1{,}3470$
Ein zweites Mal dasselbe	$n = 1{,}3457$
Auflösung von Mucin (aus Schnecken bereitet)	$n = 1{,}3405$
Lösliche Stärke	$n = 1{,}3758$
Benzaldehyd	$n = 1{,}5494$
Monobromnaphthalin	$n = 1{,}6608$
Cadmium borowolframicum	$n = 1{,}6066$

1) Das dicke in der Nähe des Dotters hat so nahe gleiches Brechungsvermögen, wie das dünne aus der Peripherie des Eies, dass die Differenzen innerhalb der Ablesungsfehler fallen.

Cuminaldehyd . . . . $n = 1,5147$
Schwefelkohlenstoff . . . . $n = 1,6306$
Barium-Quecksilber-Jodidlösung . . . . $n = 1,7783$[1]).

Diese Zahlen sind mit Abbe's Refractometer gefunden, beziehen sich also auf die D-Linie.

Auf die Temperatur habe ich keine Rücksicht genommen, doch sind die Messungen bei gewöhnlicher Zimmertemperatur von ca. 20° C. ausgeführt.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel IV.

Fig. 1. A. Rothe und ein weisses Blutkörperchen vom Menschen, B ein rothes vom Frosche, das zwei Vacuolen enthält, mit dem Mikro-Refractometer gesehen. Die Farben des Sehfeldes sind nicht wiedergegeben. Gez. bei Hartn. Obj. VIII. Oc. 3.

Fig. 2. Ein dünner Schnitt durch die Cornea von Hydrophilus piceus mit dem Refractometer betrachtet. Die scheinbar cylindrische Wölbung der einzelnen Façetten rührt von der Zunahme des Brechungsindex gegen die Axe her.

---

1) Mit dem Abbe'schen Refractometer wegen zu hohen Brechungsvermögens nicht mehr bestimmbar; nach einer Bestimmung mit dem Hohlprisma.

Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Samenkörper.

Von

Dr. **Gustav von Wiedersperg.**

Hierzu Tafel V, VI, VII.

Die in der neueren Literatur öfters wiederkehrende Neumann-Ebner'sche Lehre über die Entwickelung der Samenkörper, ohne Betheiligung der Zellenkerne, hat mich veranlasst diese Vorgänge an verschiedenen Thierspecies zu studiren. Dabei bin ich zu einigen Resultaten gelangt, die mir geeignet scheinen in mancher Richtung zur Klärung der Verhältnisse bei der Samenkörper-Entwickelung beizutragen.

Ich beginne mit der Frage, woher die Elemente stammen, aus welchen sich in letzter Reihe die Samenkörper bilden.

Auch nach meinen Beobachtungen entwickeln sich die Samenkörper ausschliesslich aus den sogenannten runden Hodenzellen, und zwar in der Art, dass der Kern der Zelle zum Kopf des Samenkörpers wird, die Geissel aber sich im Innern der Zelle ausbildet, wie das ja jetzt von den meisten Forschern angenommen ist.

Das Thema, das uns zunächst beschäftigt, reducirt sich auf die Frage, woher diese kleinen runden Zellen stammen, welche die Mitte des Lumens in den Hodencanälchen erfüllen.

In einer Hinsicht nun muss ich der Behauptung von Ebner's zustimmen, der gemäss diese Zellen Derivate der fortgesetzten Theilung der Randzellen des sogenannten Epithels der Hodencanälchen sind.

Ich halte sie für die Nachkommen der den jugendlichen — ja der den embryonalen Hoden erfüllenden Zellen, die sich zur Zeit der Mannbarkeit im Wege der Theilung zu vermehren beginnen.

Die Theilung der Randzellen mit den grobgranulirten, sich intensiv färbenden Kernen erfolgt in der bekannten Art, dass sich zunächst der Kern einschnürt (Taf. V, Fig. 4), dann in zwei Kerne zerfällt, die dann voneinander rücken bis sich auch die Zelle einschnürt und in zwei Theile zerfällt, was schon so vielfach beobachtet, beschrieben und abgebildet worden ist.

Anders aber verhält sich die Sache bei den späteren — vielleicht nur letzten Generationen dieser Zellen, aus welchen sich dann direct die Samenkörper entwickeln.

Der Theilungsprocess dieser Zellen beginnt damit, dass eine Differenzirung der Substanz im Kern selbst in der Weise zu Stande kömmt, dass die mit Farbstoffen, zumal Hämatoxylin sich stark färbende Masse — das sogenannte Chromatin — sich an zwei einander entgegengesetzten Polen der Kernkugel anhäuft (Taf. V, Fig. 1a, 2a, 7a).

Diese beiden Anhäufungen rücken nun allmählich auseinander, so dass die auch bei Seitenansicht bisher runde Form des Kernes erst länglich (Taf. V, Fig. 2b, c, d, e, Fig. 4b, Fig. 7b), endlich strang- oder schlauchförmig gestreckt erscheint (Taf. V, Fig. 1b, Fig. 2f, g, Fig. 3a, b, Fig. 4d, Fig. 6a, b, Fig. 7c). Während dessen beginnt sich auch der Zellleib zu strecken und dann einzuschnüren (Taf. V, Fig, 2f, g, Fig. 4d, Fig. 6b).

Das Eigenthümliche dieser Theilungsvorgänge nun aber ist, dass die beiden Poltheile des Kernes, indem sie voneinander rücken, noch durch mehr oder weniger zahlreiche Fäden von meist granulösem Ansehen mitsammen verbunden bleiben, welche den Contour des Kernes noch deutlich markiren, wenn sich auch die beiden an den Polen zusammengeballten Massen schon schon sehr weit voneinander entfernt haben.

Ja diese Fäden bleiben selbst dann noch persistent, wenn sich auch schon der Zellkörper in zwei Theile getrennt hat, so dass die zwei neugebildeten Zellen noch durch eine Brücke von verschieden zahlreichen Fäden, welche die Kerne der neuen Zellen verbinden, zusammengehalten erscheinen.

Die sich tingirende Substanz nun, das Chromatin scheint sich an den Polen des Kernes bei diesem Theilungsprocess in

Form von Körnern, Strängen oder Fäden zusammenzuballen, so dass da mitunter ganz eigenthümliche Bilder entstehen, wie auf Taf. V die Fig. 1 c eines darstellt, wo der sich in Flächenansicht von oben her präsentirende Kernpol fast die Gestalt einer Blume zeigt. Auch an andern der dargestellten Objecte ist eine Zusammensetzung aus rundlichen Körnern oder Balken und Strängen wahrnehmbar.

Ich lege auf diese Mannichfaltigkeit der Formen kein grosses Gewicht, da sie vielleicht nur der Ausdruck der zufälligen Form dieser so proteusartigen Substanz im Moment des Starrwerdens ist. Die aus Körnern zusammengesetzte Masse, die das Bild in Fig. 1 c auf Taf. V darbietet, kann einen Moment vor dem Absterben vielleicht in der Gestalt von Strängen einen Knäuel dargestellt haben, oder konnte ihn vielleicht, falls sie länger lebendig geblieben wäre, einen Augenblick später bilden. Kann man doch an lebenden Zellen, z. B. farblosen Blutzellen der Amphibien dieses Durcheinanderwogen der Kernmasse leicht beobachten.

Ich will auch in keiner Weise entscheiden, als was die Fäden, welche die farbigen Pole verbinden, angesehen werden sollen — ob sie der Ausdruck eines im Kern bestehenden Gerüstes, ob sie vielleicht „Leitungsfäden“ sind oder dergleichen, sie gelten mir nur als der unanfechtbare Beweis, dass die beiden neuen Kerne früher eins waren und wir hier mit aller Bestimmtheit die Vermehrung der Zellen durch Theilung vor uns haben. Ich fand diese Bilder bei den meisten von mir untersuchten Thierformen zwischen jungen Zellen mit äusserst intensiv gefärbten Kernen und da dann meist in einem gewissen Rayon, wenn auch nicht zahlreich, so doch meist auch nicht ganz vereinzelt.

Die umgebenden jungen Zellen mit den intensiv gefärbten Kernen haben so grosse Aehnlichkeit mit den in Theilung begriffenen Hälften, dass ich es für sehr wahrscheinlich halte, dass sie alle jenen Theilungsprocess eben beendigt haben, welcher bei den in Rede stehenden Zellen nicht mehr zu seinem Abschluss gelangte.

Es ist nun auffallend, dass diese Bilder doch verhältnissmässig so selten zur Beobachtung kommen, da doch dieser Vorgang sich sehr häufig abspielen muss — vorausgesetzt, dass meine oben ausgesprochene Vermuthung richtig ist und die jungen Zellen in der

Umgebung wirklich alle ihre Entstehung dem eben geschilderten Theilungsprocesse verdanken.

Es ist indess möglich, dass der einmal begonnene Theilungsprocess durch eigene Lebensenergie der Zellen sich in der Regel auch dann noch bis zu Ende abspielt, wenn das Organ auch schon abgestorben ist; da kann es sich also ereignen, dass solche Kerntheilungsbilder nur da fixirt werden, wo die Lebensenergie der Zelle schon so weit herabgesetzt war, dass sie den eingeleiteten Process aus eigener Kraft nicht mehr zu vollenden vermochten, und daher auf Zwischenstufen stehen blieben, die sich uns dann bei der Beobachtung darstellen.

Da diese Bilder in einzelnen Abtheilungen eines Hodenkanälchens in grösserer Anzahl nebeneinander sich vorfinden, wogegen man ein ander Mal oft lange vergebens nach ihnen sucht, hat vielleicht seinen Grund darin, dass eine solche einzelne Partie eines Canälchens aus irgend einer Ursache das Gesammtorgan um etwas länger überlebte, und so noch einzelne Zellen zur Einleitung des Processes angeregt wurden, den sie aber dann nicht mehr zu vollenden vermochten.

Dem Gesagten zufolge halte ich die „runden Hodenzellen“, aus welchen sich unmittelbar die Samenkörper entwickeln, für die letzte Generation der durch fortgesetzte Theilung vermehrten Randzellen. Ich will dieselben, wie andere auch schon thaten, „Samenzellen“ nennen.

Ob eine mehrfache Kerntheilung oder eine Theilung ganzer Zellen innerhalb einer Mutterzelle als endogene Zellbildung im Hoden warmblütiger Thiere stattfindet, will ich nicht unbedingt bestreiten, doch habe ich bei sehr zahlreichen Untersuchungen an sehr verschiedenen Vögeln und Säugethieren[1]) etwas dem Letzteren ähnliches nicht zu beobachten vermocht.

Ob daher die aus mehr oder minder zahlreichen Samenzellen zusammengesetzten kugelähnlichen Gebilde, die v. la Valette St. George als „Spermatogemmen“ bezeichnet, und die man in frischen Präparaten ungemein häufig, in gehärteten dagegen nur äusserst selten zu sehen bekommt, durch endogene Bildung vergrösserte Mutterzellen sind, wage ich darum nicht zu entscheiden.

---

1) Bei Amphibien und Reptilien habe auch ich oft Bilder gesehen, die auf diesen Vorgang weisen.

Die Samenzellen liegen frei nebeneinander in dem mittleren Raum der Hodenkanälchen, umgeben von mehr oder weniger zahlreichen Schichten anderer Zellen, die ihrer Theilung erst entgegengehen.

Zu dieser Ueberzeugung kam ich namentlich durch das Studium dieser Vorgänge bei der Ratte, welche sich zu diesem Zweck darum besonders eignet, weil ihre Samenkörper so eigenthümlich geformte Köpfe haben, dass auch schon in frühen Stadien der Entwickelung, wo bei andern Thieren noch ein bestimmtes Erkennen ganz unmöglich ist, der Kern der Samenzelle als im Begriffe der Umwandlung in den Kopf eines Samenkörpers erkannt werden kann.

Es waren da vor Allem Schnitte, welche die Hodenkanälchen der Länge nach trafen, die mich zur klaren Erkenntniss dieser Verhältnisse führten.

Ich fand auch ein die Arbeit sehr erleichterndes Verfahren darin, dass ich die Hodenkanälchen, die sich bei der Ratte ungemein leicht isoliren lassen, auf einer Parafin-Unterlage mit dem Rasirmesser der Länge nach in zwei Hälften auf ziemliche Strecken hin spaltete, worauf es meist leicht gelang, den Inhalt dieser Hälften, ohne die Situation im wesentlichen zu stören, auszuschälen und auf dem Objectträger auszubreiten, wodurch äusserst instructive Uebersichtsbilder gewonnen wurden.

Die Entwickelung der Elemente in den Hodenkanälchen geht äusserst regelmässig vor sich, und zwar so, dass die verschiedenen Entwickelungsstadien der Samenzellen so aneinandergereiht liegen, dass in einem gewissen Längenabschnitt eines Kanälchens nur Zellen der gleichen Entwickelungsstufe gefunden werden, in dem zunächst angrenzenden Abschnitt aber die nächst folgende oder nächst vorhergehende Entwickelungsphase auftritt, die ganz allmählich ineinander übergehen.

Darum nun werden auf Querschnitten der Kanälchen meist nur Zellen eines einzigen Entwickelungsstadiums gefunden, während Längenschnitte den Vortheil gewähren, die allmählichen Uebergänge in ihrem Nacheinander beobachten zu können.

Hier nun zeigte sich, dass, wie ich schon oben gesagt habe, die Samenzellen in ihren jugendlichsten Formen, unmittelbar nachdem sie durch die letzte Theilung ent-

standen sind, ganz frei und gleichmässig vertheilt in dem mittleren Raum des Kanälchens nebeneinander liegen.

Während nun die Ausbildung der Samenkörper in den Samenzellen eingeleitet wird, geht der Vermehrungsprocess in den äussern Schichten der umgebenden Zellen auch vorwärts, um eine nächste Generation von Samenzellen vorzubereiten. Damit ist natürlicher Weise eine Volumsvergrösserung dieser Randschichten verbunden, welche darum gegen das Centrum und die daselbst liegenden Samenzellen der letzten Generation vorwächst.

Durch dieses Vorwachsen und Hereindrängen nun entstehen die gezackten Figuren, die sich uns auf Querschnitten so häufig darstellen.

Die Samenzellen werden durch die sich hereindrängenden Keile jüngerer Zellen aber in Gruppen zusammen- respective voneinandergedrängt, so dass wir sie dann in solchen beisammen liegen sehen und — zumal in gehärteten Präparaten — auch die verschieden weit in ihrer Entwickelung vorgeschrittenen Samenkörper deutliche Gruppen bildend finden (Spermatoblasten).

Ich will mich auf die Darstellung der sich während der Entwickelung der Samenkörper in den Samenzellen abspielenden Vorgänge hier nicht einlassen, da ich nur das in den ausgezeichneten Arbeiten von v. la Valette St. George[1]) und von Brunns[2]) wiederholen müsste, aber eines Umstandes glaube ich Erwähnung thun zu sollen, den zu beobachten ich vielfach Gelegenheit hatte.

Es betrifft dies das Verhalten der Kerne der Samenzellen während ihres allmählichen Umwandlungsprocesses in die Köpfe der Samenkörper gegen Farbstoffe — insbesondere gegen Hämatoxylin, das für Studien der Spermatogenese von keinem andern mir bekannten Farbstoffe erreicht wird.

---

1) v. la Valette St. George: Ueber Genese der Samenkörper: Schultze's Archiv für mikroskopische Anatomie, I. Mittheilung, I. Band, 1865. II. Mittheilung, III. Band, 1867. III. Mittheilung, X. Band, 1874. IV. Mittheilung, XII. Band, 1876. V. Mittheilung, XV. Band, 1878.

2) A. von Brunn: Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Samenkörper. Archiv für mikroskopische Anatomie. XII. Band 1876 und Beiträge zur Kenntniss der Samenkörper und ihrer Entwickelung. Archiv für mikroskopische Anatomie, XXIII. Band, 1883.

Das Verhalten der Kerne ist in verschiedenen Stadien ein sehr verschiedenes.

Die Kerne der jungen Samenzellen färben sich in ganz ähnlicher Weise, wie die Kerne der Mutterzellen, aus denen sie hervorgehen. Sie zeigen deutlich eine sich wenig oder gar nicht färbende Grundsubstanz, in der sich Körner, Balken oder Netze einer Farbstoff mit grösster Intensität aufnehmenden Substanz wahrnehmen lassen. — Das Chromatin ist in diesen Formen von der Grundsubstanz vollkommen differenzirt.

Während nun die Kerne der Samenzellen sich allmälich in die Köpfe der Samenkörper umbilden, ändern sich diese Verhältnisse gar sehr.

Man sieht nun keine farblose Grundsubstanz mehr und findet je weiter die Umbildung vorschreitet, desto weniger Körner oder Balken des Chromatins. Die Substanz, in welcher diese liegen, färbt sich auch und das um so intensiver, je weniger geformtes Chromatin sich mehr zeigt.

Es scheint somit eine Auflösung dieser Substanz in der Grundmasse stattzufinden, wodurch diese die ihr früher mangelnde Fähigkeit sich zu färben erlangt, und zwar in um so höherem Maasse, je mehr Chromatin sich in ihr aufgelöst hat. Denn wir sehen ganz deutlich, dass sie da, wo noch viele Körner in ihr wahrnehmbar sind, nur blasse Tinten annehmen; da wo weniger Körner vorhanden sind, färbt sie sich schon dunkler, bis die homogen erscheinende Masse der fertigen Köpfe, in der das Vorkommen kleiner Chromatinkörner nur mehr ausnahmsweise zu beobachten ist, ihr höchstes Färbungsvermögen erreicht hat.

Ich sage darum ihr höchstes, weil nun dieses allmählich wieder abnimmt, wie es schon seiner Zeit Schweigger-Seidel erwähnt hat. Je älter die Samenkörper werden, desto weniger Neigung zeigen sie, Farbstoffe aufzunehmen.

Samenkörper aus dem Nebenhoden färben sich zwar nach längerer Einwirkung der Farbstoffe recht intensiv, aber lange nicht so rasch als jene der Hodencanälchen. Solche aus den Samenblasen, oder gar jene des ejaculirten Sperma färben sich selbst in sehr lange Zeit einwirkenden Lösungen intensiv wirkender Kernfärbungsmittel, kaum nennenswerth; — nur Anilinfarbstoffe mit ihrer alles färbenden Tinctionskraft greifen da mehr an.

Ich wende mich nun zu einigen Beobachtungen, die ich über die Art und Weise, wie der in der Samenzelle fertig gebildete Samenkörper aus dieser frei wird, zu machen Gelegenheit hatte.

Die Samenzellen aller von mir untersuchten Thierspecies[1]) haben eine deutliche Zellhaut; diese ist bei verschiedenen Thieren mehr oder minder leicht sichtbar zu machen; am schwierigsten ist sie bei der Ratte nachzuweisen, aber auch da ist es mir hin und wieder gelungen. Ausser der Zellhaut ist auch noch der Kern von einer besonderen Membran umgeben, von der ein Theil mit der Kopfkappe ziemlich früh abgestossen wird, wie diesen Vorgang von Brunn beschrieben und abgebildet hat[2]).

Der Austritt der Samenkörper aus der Samenzelle erfolgt nun auf zweierlei Art.

Ich lasse die Frage nach den treibenden Kräften unerörtert und will mich nur an die Beschreibung der Thatsachen halten. — Vielleicht ist übrigens die Elasticität der eng zusammengebogenen Geissel nicht ohne Einfluss dabei, denn eine vitale Bewegung, wie sie Sertoli behauptet, habe ich an derselben innerhalb der Zellen nie gesehen.

Die Zellhaut wird von der Geissel meistens an der dem Kopfe entgegengesetzten Seite durchbrochen, so dass diese dann hinten aus der sie beutel- oder schlauchartig umgebenden Zellhaut hervorsieht, aus welcher vorn der Kopf des Samenkörpers ganz oder theilweise hervorragt.

Solche Bilder treten uns fast bei jeder Beobachtung in grosser Zahl entgegen (Taf. V, Fig. 11 b, c. — Fig. 14 a, α, β, γ, δ. — Fig. 15 a, b).

Die Zellmembran, oder auch die Reste des Zellinhaltes, welche die Geissel umgeben, schwinden nun allmählich und sieht man sehr häufig an Samenkörpern kragenartige Zellhautreste die Geissel

1) Untersucht habe ich ausser dem Menschen von Säugethieren: Maus, Ratte, Pferd, Rind, Ziege, Schaf, Hirsch, Reh, Wildschwein, Kaninchen, Hund, Katze, Elephant u. a.

2) Ich habe Grund die Kopfkappe als eine Membran anzusehen, die aus dem vordern Abschnitt der Kernmembran und jener nach von Brunns Beobachtungen von der Spitze her den Kern umwuchernden membranösen Ausbreitung der „Protoplasma-Anhäufung“ besteht, da diese nur bis zur Hälfte vorwächst, die hintere Partie des Kernes aber auch von einer den Kern von dem Raum des Zellkörpers trennenden Membran umgeben ist.

an ihrem Ursprung am Kopfe umgeben (Taf. V, Fig. 11 d, e, Fig. 14, Fig. 15 c, d).

Aber der Vorgang des Freiwerdens kann auch ein anderer sein. Es kann die Hinterwand der Samenzelle resistenzfähiger sein, als die Verbindung zwischen Kopf und Kernmembran; in solchem Falle wird der Kopf aus der Zelle — vielleicht durch die Elasticität der Geissel — nach vorne in der Art ausgetrieben, wie etwa das Projectil aus einer Kinderpistole durch die Kraft einer Spiralfeder ausgestossen wird.

In diesem Falle wird der Samenkörper dann ohne jeden Anhang frei und rein aus der Zelle hervortreten.

Ob dieser Vorgang ein häufiger ist, lasse ich dahingestellt; dass er aber vorkömmt, beweisen meine zahlreichen Beobachtungen, von denen ich einige auch auf Taf. V abgebildet habe. Fig. 8 zeigt eine nur von vorn offene Zellmembran aus dem Hoden des afrikanischen Elephanten[1]), den vordern Theil bildet die becherförmige Hinterhälfte der Kernmembran, die mit dem Zellhautsack durch eine im Grunde derselben befindliche Oeffnung communicirt, deren Ränder nach vorn und aussen zu fast flaschenbergartig vorgezogen erscheinen. Durch diese Oeffnung hindurch stand die in dem hintern Zellhautsacke zur Entwickelung gelangte Geissel mit dem Kopfe des Samenkörpers in Verbindung, und war auch durch dieselbe, als sich dieser aus der Kernmembran gelöst hatte, nach vorn herausgeschlüpft.

Ein Herausgleiten des Samenkörpers nach vorn muss auch an den sub Fig. 9 α und β in zwei Stellungen dargestellten Objecten aus dem Hoden des Pferdes stattgefunden haben, doch ist hier der Zellsack nicht mehr intact. Ebenso liegen die Verhältnisse in dem in Fig. 10 dargestellten Falle von Wildschwein.

In beiden Fällen sieht man einen becherförmigen vordern Theil, der mit der Zellhaut zusammenhängt. Im ersteren Object ragt in die letztere von der Kernmembran her ein zapfenartiger Fortsatz herein, durch welchen die Geissel hindurchgeschlüpft sein

---

1) Im April 1882 musste ein männlicher afrikanischer Elephant in der k. k. Menagerie in Schönbrunn vertilgt werden, weil er allzu gefährlich geworden war.

An dem Hoden dieses Thieres machte ich einige interessante Beobachtungen, die hier auch hin und wieder benutzt sind.

muss. Derartige Zapfen, die den Ursprung der Geissel röhrenartig umschliessen, sind an Samenkörpern innerhalb der Samenzellen oft zu beobachten. Auch an freigewordenen Samenkörpern findet man sie öfters.

Noch einer Erscheinung muss ich hier gedenken; — es ist das schon von mehreren Forschern erwähnte Vorkommen von solchen Kernen in den Samenzellen, die mit der Bildung des Samenkörpers nichts zu thun haben und neben den sich in den Kopf des Samenkörpers umwandelnden Kerne in der Samenzelle liegen. Ich behalte für sie den von v. la Valette St. George[1]) gebrauchten Namen: „Nebenkern". Diese Nebenkerne gehören in den Samenzellen des afrikanischen Elephanten zu den allergewöhnlichsten Erscheinungen (Taf. V, Fig. 12, 13, 14).

Sie treten da in sehr verschiedenen Grössen auf und zeigen auch mitunter eine körnige Zusammensetzung (Taf. V, Fig. 13 α).

Diese Kerne liegen — hin und wieder wenigstens — der Zellmembran fest an, wie es der in Fig. 14 $\alpha - \delta$ dargestellte Fall beweist, wo ein solcher Nebenkern der hinten offenen, die Geissel schlauchartig umgebenden Zellhaut ganz am Rande der ziemlich weiten Oeffnung anhaftet. Um mich zu überzeugen, ob ich es nicht vielleicht mit einer zufälligen Ablagerung zu thun habe, brachte ich die Zelle durch Rücken des Deckglases in die verschiedensten Lagen, welche zum Theil in den Figuren α—δ dargestellt sind; der Nebenkern blieb unverrückt an seiner Stelle haftend.

Die Figuren 12 und 13 stellen ebenfalls Zellen mit solchen Nebenkernen in verschiedenen Stadien der Spermatogenese dar.

Die dem Samenkörper anhaftende Zellmembran schwindet und man hat Gelegenheit mannichfache Phasen des Schwindens zu beobachten. So sieht man zuweilen glatte wulstige Ränder der Rissstelle (Taf. V, Fig. 14 a u. b), dann findet man diese Ränder auch — und weit öfter — zerschlissen und unregelmässig (Fig. 11 d, e und Fig. 15, Taf. V).

Uebrigens finden sich Samenkörper mit Zellhautresten sehr häufig im Vas deferens, in den Samenblasen, ja sogar im ejaculirten Sperma selbst, in grosser Zahl. Doch sind da diese Anhänge doch in der Mehrzahl auf ein geringeres Maass reducirt

1) v. la Valette St. George, V. Mittheilung, Archiv f. mikroskop. Anatomie. XV. Bd. 1878.

und begegnet man da meist Formen wie in Fig. 11c und Fig. 15d.

Ich komme nun zu einigen Beobachtungen, die ich am reifen ejaculirten Sperma gemacht habe.

Auch in diesem finden sich nicht nur die zuletzt erwähnten Formen, sondern fast alle Stadien der Entwickelung der Samenkörper kommen oft in einem einzigen Präparate neben einander vor.

Ich machte Beobachtungen am Sperma des Menschen und des Hundes.

Man findet da runde Zellen oft in grosser Zahl, an denen noch gar keine Erscheinungen der Spermatogenese wahrnehmbar sind, man findet solche, an deren Kern sich eben erst die halbseitige Verdickung des Contours wahrnehmen lässt, auf die schon Kölliker, dann 1865 v. la Valette St. George und 1874 abermals Merkel aufmerksam gemacht haben (Taf. VI, Fig. 1 u. 2). Diese findet man ungemein häufig. Es kommen dann Zellen vor, in denen bei vollkommen kugeligrunder Form der Kern über die Wand der Zelle als kleine halbrunde Prominenz hervorragt (Taf. VI, Fig. 3).

Ich sah solche, wo der fertig gebildete Kopf des Samenkörpers der Zellwand angelagert war und die Geissel, die als unendlich feines Fädchen ebenfalls der Wand der kugeligrunden Zelle anlag, ziemlich genau einem grössten Kreise entsprach.

Bei mehrfachen Lageveränderungen, denen die Formelemente im frischen Sperma schon durch das sich so oft wiederholende Anstossen der herumschwärmenden Samenkörper unterliegen, erschienen solche Zellen bald als durch einen haarfeinen dunkeln geraden Strich in zwei gleiche Hemisphären getheilt, bald in den Stellungen, die in Taf. VI, Fig. 4α u. β zur Darstellung kommen.

Auch der Zellwand nicht anliegende ausgebildete Samenkörper habe ich gefunden, die im Innern einer Zelle lagen (Taf. VI, Fig. 5), doch ist das selten zu beobachten.

In grosser Zahl beobachtete ich Samenzellen von rundlicher, mehr oder weniger gestreckter Form, an denen der Kopf des Samenkörpers verschieden weit über den Contour der Zellmembran hervorsah, und die Geissel im Innern der Zelle zusammengebogen lag, wie es die Figuren 6, 7, 8, 9 und 10 auf Taf. VI darstellen.

Auch eine Zelle beobachtete ich, deren vollkommen kugelig runder Leib den Kopf des Samenkörpers noch umschloss, dagegen die Geissel schon hatte austreten lassen (Taf. VI, Fig. 11). Der Irrthum, eine zufällige Verklebung für genetischen Zusammenhang angesehen zu haben, ist dadurch ausgeschlossen, dass die Zelle durch die äusserst lebhafte Bewegung der Geissel immerwährend hin- und hergerollt wurde, also in den verschiedensten Stellungen beobachtet werden konnte und deutlich sehen liess, dass der Kopf sich in der That im Innern des Zellleibes befand.

Uebrigens erinnert diese Zelle sehr an von Merkel dargestellte Elemente aus menschlichen Hoden (siehe Merkel: Ueber die Entwickelungsvorgänge im Innern der Hodencanälchen. — Müller's Archiv 1871. Fig. e, i und k).

Die Geissel hat in diesem Falle ihren Austritt aus der Zellmembran an einer ungewöhnlichen Stelle bewerkstelligt, denn, wie oben schon gesagt, geschieht das in der Regel an der dem Kopfe gegenüberliegenden Seite.

Auch solche Bilder findet man unendlich häufig im ejaculirten Sperma und sah ich da solche, wo der Kopf noch innerhalb des Zellleibes lag (Taf. VI, Fig. 12 α u. β), als auch solche, wo er halb oder schon ganz aus diesem herausgetreten ist (Fig. 13a u. b, c u. d Taf. VI). Es haftet da noch die Zellhaut und der Zellinhalt der Samenkörper an, in andern Fällen ist es nur mehr erstere oder Reste von ihr, so in Fig. 14, Taf. VI.

An all diesen Figuren ist die hintere Hälfte des Kopfes ausgesprochen dunkler als die vordere, es ist das die Folge davon, dass die Kopfkappe am Vorderende abgestossen wurde, während die Hinterhälfte des Kopfes noch in der becherförmigen Hinterhälfte der Kernmembran liegt.

Ich glaube aber, dass diese Erscheinung auch mit durch das Dickenverhältniss des Kopfes selbst bedingt wird, da dieser an seiner Hinterhälfte ja oft einen nahezu kreisrunden Querschnitt hat, an der Vorderhälfte aber von zwei Seiten her abgeflacht ist, was von der Abgrenzungslinie der Kopfkappe ab oft ziemlich unvermittelt der Fall ist. Dadurch nun entsteht eine vordere viel dünnere somit für das Licht permeablere Hälfte und eine hintere dickere, daher minder durchsichtige.

Wir finden nämlich diese Erscheinung auch mitunter da, wo

der Samenkörper auch die hintere Hälfte der Kernmembran bebereits abgestreift hat, endlich auch manchmal da, wo ihm die Kopfkappe noch anhaftet, wie in Fig. 17 auf Taf. VI, wo das Vorhandensein des Spitzenknopfes deren noch Vorhandensein mehr als sehr wahrscheinlich macht. Wir vermissen da auch die scharfe Grenze des dunklen und lichten Theiles, die da allmählich ineinander übergehen. — Diese Dickendifferenz scheint übrigens nach dem Abstreifen der Kernmembran nicht mehr lange so scharf ausgeprägt zu bleiben, denn an den von Anhängen freien Samenkörpern findet man meist weder in Flächenansichten mehr deren optischen Ausdruck, noch zeigen sie sich mehr deutlich an Seitenansichten. An ersteren ist meist nur der unter dem Namen des Valentin'schen Querbandes bekannte lichte Streifen die einzige Spur, die diese Entwickelungsvorgänge an dem reifen Product zurücklassen.

Ausnahmsfälle sind indessen auch hier, bei diesen so überaus verschiedenen Abweichungen unterliegenden Gebilden eine sehr häufige Erscheinung.

Auch die sogenannten Samencysten oder Spermatogemmen v. *la Valette St. George's* habe ich oft im ejaculirten Sperma gefunden. Sie enthielten mehr oder weniger zahlreiche Samenzellen eingeschlossen, deren Kerne oft die ersten Umbildungsstadien in die Köpfe der Samenkörper aufwiesen. Ich habe deren in den Figuren 19 und 20 auf Taf. VI dargestellt.

Aber auch v. la Valette St. George's Entdeckung der Beweglichkeit der Hodenzellen vermochte ich noch in dem ejaculirten Sperma des Menschen und des Hundes zu bestätigen.

Man findet im ejaculirten Samen meist häufig *leicht granulirte Zellen, die amöboide Bewegungen ausführen, indem sie sowohl Contour-Veränderungen vornehmen, als auch blasse, kolbige, kugelige oder knopfförmige Fortsätze hervortreiben und wieder einziehen.*

Die Figuren 1, 2 und 3 auf Taf. VII zeigen Phasen solcher Formveränderungen, wie man sie in manchem Sperma ungemein zahlreich vorfindet, in andern Fällen sind sie sparsam und nicht immer leicht zu finden. Ich beobachtete sie noch 2—3 Stunden nach der Ejaculation in ihrer Bewegung.

Figur 4 stellt eine andere Art amöboider Zellen dar,

die ich 7 Stunden nach der Ejaculation sich in der dargestellten Weise verändern sah, wobei sie langsam durch das Sehfeld kroch und eine beträchtliche Ortsveränderung ausführte, was bei den Zellen der erst geschilderten Art nur in untergeordneter Weise stattfindet. Ich habe aber diese Form nur in einem einzigen Falle zu beobachten Gelegenheit gehabt.

In Figur 5 ist eine amöboide Zelle aus dem ejaculirten Sperma des Hundes dargestellt, die ähnliche Bewegungen zeigte wie die in den Figuren 1—3 dargestellten Objecte.

Die auf der Tafel VII dargestellten Zellen (mit Ausnahme der von den übrigen vollkommen abweichenden in Fig. 4) sehen den runden Hodenzellen sehr ähnlich — zumal unmittelbar nach der Ejaculation ehe sie sich zu bewegen beginnen, (was meist erst nach einiger Zeit vielleicht in Folge der Abkühlung anzufangen pflegt) — wo sie meist ziemlich kugelige Formen darstellen. Es liegt also die Vermuthung nahe, sie für solche anzusehen, aber nichtsdestoweniger zeigen sie keinerlei Merkmale, welche sie unzweifelhaft als solche erkennen liessen.

Und doch hat es wohl vor allem Interesse zu wissen, ob denjenigen Elementen, aus welchen sich die die Fortpflanzung vermittelnden Gebilde, die Samenkörper entwickeln, die selbstständige Beweglichkeit zukömmt, oder nicht.

Es ist mir indessen auch gelungen an solchen Zellen, welche unzweifelhaft als Samenzellen sich manifestiren, Bewegungs-Erscheinungen zu konstatiren.

Ich beobachtete zu wiederholten Malen Bewegungs-Erscheinungen an Zellen, in denen bereits Samenkörper gebildet waren.

In Fig. 6, 7 und 9 auf Tafel VI habe ich Phasen dieser allerdings minder lebhaften, nichts desto weniger aber vollkommen deutlichen Bewegungen an solchen Zellen dargestellt.

Die Bewegungen sind ganz und gar unabhängig von dem eingeschlossenen Samenkörper, der sich dabei vollkommen passiv verhält. Es sind ausschliesslich Bewegungen des Protoplasma.

Dass nicht etwa ein allmähliches Drehen des Zellkörpers die Formverschiedenheiten der Contouren hervorbringen konnte, beweist neben der unveränderten Flächenansicht des Kopfes die

gleiche Stellung und Lage der gekrümmten Geissel im Innern des Zellleibes, welche vollkommen deutlich sichtbar ist. Die Krümmung dieser hätte bei Drehungen der Zelle unmöglich die gleiche Lage beibehalten können, sondern alsogleich eine solche verrathen müssen. Die geringfügigen Abänderungen der Configuration dieser sind nur die Folgen des sich Anbequemens an die Raumveränderungen im Innern der Zelle in Folge von deren Bewegungen.

Es kamen mir blosse Contourveränderungen vor und auch Austreten von rundlichen Fortsätzen.

Am eclatantesten war die Bewegung an der in Fig. 6, Taf. VI dargestellten Zelle, welche als ein ziemlich langgestrecktes Gebilde sich binnen wenigen Minuten — ehe ich im Stande war sie zu zeichnen — in die in Fig. 6α dargestellte kugelige Gestalt verändert hatte, so dass ich die erste Form, die ich mir vollkommen genau merken konnte, nach dem Gedächtniss als Fig. 6γ hingesetzt habe, doch muss dabei erwähnt werden, dass das noch nicht die längste Streckung war, da ich ja durch die Formveränderung erst auf diese Zelle aufmerksam wurde, und sie dann so abgebildet habe, wie ich sie bei aufmerksamer Beobachtung bestimmt gesehen habe. Die Fig. α und die die Zelle mit einem Fortsatze darstellende Fig. β sind Portraitzeichnungen ohne Zuhilfenahme des Gedächtnisses, wie alle übrigen Darstellungen auch.

Die Figuren 7 a, b und c dürften dieselbe Zelle darstellen wie Fig. 6, aber da dieselbe von anstossenden herumschwimmenden Samenkörpern vielfach herumgestossen, auch einmal ganz aus dem Sehfelde herausgedrängt wurde, kann ich für deren Identität keine vollkommene Sicherheit geben.

Die Contourveränderungen der in Fig. 9α, β und γ dargestellten Zelle sind auch vollkommen charakteristisch, — sie vollzogen sich ziemlich langsam.

Damit nun ist der unzweifelhafte Beweis erbracht, dass es nicht nur die Hodenzellen sind, deren manche Autoren verschiedene Arten annehmen, denen *die Fähigkeit amöboide Bewegungen zu machen zukömmt, sondern auch die wirklichen Samenzellen, welche in ihrem Innern die Samenkörper hervorbringen, ja dass ihnen diese Fähigkeit selbst dann noch bleibt, wenn sie schon dieser ihrer Aufgabe genügt haben und der Samenkörper zum Ausschlüpfen reif in ihrem Leibe liegt.*

Die Bewegung der Samenkörper selbst betreffend habe ich, wie schon bemerkt im Gegensatz zu Sertoli[1]), nie eine Spur einer solchen innerhalb der Samenzellen wahrzunehmen vermocht und verhalten sich ja sogar die Samenkörper, die schon freigeworden in den Hodencanälchen liegen, — ja selbst die des Vas deferens so lange vollkommen bewegungslos, als sie nicht in ein anderes Medium gerathen.

Der Zellinhalt und die die Hodencanälchen erfüllende Flüssigkeit scheinen sich da ganz gleich zu verhalten.

Sobald aber deren Mischung durch irgend einen Zusatz, und sei er sonst auch noch so indifferent, wie z. B. Serum humor aqueus u. d. l. in irgend einer Weise geändert wird, kann sich das Bild mit einem Schlage ändern.

Ich halte jene Fälle, wo man einzelne Samenkörper aus Hodenpräparaten, die ohne jeden weiteren Zusatz untersucht wurden, beweglich findet, möglicher Weise für dadurch bedingt, dass geringe Veränderungen des Concentrationsgrades dieser Flüssigkeit durch Mischung mit der aus anderen Hodentheilen stammenden gleichnamigen Flüssigkeit, oder auch mit dem die intercanaliculären Interstitien und Lymphräume erfüllenden Fluidum, entstanden sein dürften.

Die Beweglichkeit kömmt ausschliesslich der Geissel zu, und habe ich, wie es auch v. la Valette St. George angiebt, sehr häufig Geisseln gefunden, an denen der Kopf fehlte und die sich mit der grössten Lebhaftigkeit bewegten, ja ihre Locomotion war eine ungleich raschere und leichtere, weil sie die Last des Kopfes nicht zu schieben hatten (Taf. VI, Fig. 16). Samenkörper an denen der Kopf abgebrochen, aber doch noch mit der Geissel in Verbindung geblieben ist (Taf. VI, Fig. 15), oder solche wo der dem Kopf zunächst liegende Theil der Geissel — das „Mittelstück“ mancher Autoren — geknickt ist, machen unregelmässige Bewegungen, weil die Last unsymmetrisch vertheilt ist, und beobachtet man da häufig Manege-Bewegungen.

Noch habe ich eines sehr merkwürdigen Gebildes zu erwähnen, das ich in Fig. 18, Taf. VI dargestellt habe. Der Kopf ist bedeutend grösser, als bei normalen Verhältnissen, er hat also den

---

1) Sertoli: Sulla structura dei canalicoli seminiferi dei testicoli etc. Archivio per le science mediche Anno 1877.

Schrumpfungsprocess des sich umbildenden Zellkernes nicht in entsprechender Weise durchgemacht. Auch in seiner Form ist er keineswegs normal gebaut, wie die Abbildung zeigt.

Während die bedeutende Helligkeits-Differenz der Vorder- und Hinterhälfte, das nicht mehr Vorhandensein der Kopfkappe sehr wahrscheinlich macht, haftet dem nirgends eine Spur der Zellmembran mehr zeigenden Kopfe hinten ein grosser, heller, zapfenförmiger Körper an, aus dem ein ausserordentlich feiner Faden hervorgeht, der sich in sehr engen peitschenschnurartigen Schleifen äusserst lebhaft hin- und herschlängelte, und wenn auch nur mässig rasch, das Ganze von der Stelle bewegte.

Es könnte nun sein, dass ich in diesem Falle einen Samenkörper vor mir hatte, an welchem der von v. Brunn[1]) entdeckte Axenfaden ohne die von diesem Entdecker beschriebene „Protoplasmahülle" geblieben war, also nackt zu Tage lag.

Der Mangel dieser Umhüllung könnte die weit grössere Biegsamkeit bedingt und dem Faden Biegungen und Schleifen von viel geringeren Radien gestattet haben, als wir sie jemals an den Geisseln normal entwickelter Samenkörper beobachten. Zumal in den dem Kopfe näher gelegenen Theilen, wo die Umhüllung des Axenfadens eine grössere Dicke hat, als weiter gegen das Ende zu, sind ja die Biegungen stets sehr flach und unbedeutend, erst weiter nach abwärts wird die Beweglichkeit eine grössere, während in dem in Rede stehenden Falle nahezu der ganze Faden sich in gleicher Weise schlangenartig hin und her bog.

Uebrigens sind ähnliche zapfenartige Anhänge an den Köpfen von Samenkörpern eine ziemlich häufige Erscheinung, scheinen aber mitunter den häutigen Hüllen fester anzuhaften als den Samenkörpern selbst, wie es die in Fig. 9 auf Taf. V dargestellten Zellmembranreste beweisen.

Der Axenfaden ist innerhalb des hellen Zapfens nicht weiter zu verfolgen, was wohl nur darin seinen Grund haben mag, dass die Masse des Zapfens und die des Fadens ein gleiches Lichtbrechungsvermögen haben, und daher keine optische Differenz in ihren Contouren zum Ausdruck kömmt.

---

1) A. v. Brunn: Beiträge zur Kenntniss der Samenkörper und ihrer Entwickelung. Archiv für mikroskopische Anatomie. Bd. XXIII. 1883.

Man kann ja den Axenfaden in der normalen Geissel auch nicht sehen, ehe nicht die Hülle durch Reagentien zum Abbröckeln gebracht wird.

Ich beobachtete später noch einen ähnlich beweglichen, ebenfalls äusserst dünnen Faden an einem gleichfalls abnorm gebildeten Kopfe, ohne ihn jedoch zeichnen zu können. Dann noch einen ähnlichen, der oben an einem noch in der Samenzelle steckenden Kopfe sass. Auch diesen konnte ich nicht abbilden, da das Gebilde aus dem Sehfelde verschwand und nicht wieder aufzufinden war.

Abweichungen in der Form der Samenfäden sind übrigens im ejaculirten Sperma keineswegs etwas seltenes. Ganz abgesehen von den nicht unbeträchtlichen Grössenschwankungen der Köpfe sind auch Formabweichungen sehr gewöhnlich.

Samenkörper mit nahezu kugeligrunden Köpfen, an denen die die Geissel tragende Hemisphäre deutlich dunkler als die vordere (also noch von der Kernmembran bedeckt erscheint), ist eine der gewöhnlichsten.

Geisseln mit ganz rudimentären Kopfbildungen sind auch keineswegs selten, doch bleibt es da noch fraglich, ob die unebene Anschwellung an dem vordern Ende wirklich eine Kernbildung, und also als Kopf anzusprechen ist, oder ob sie vielleicht eine dem oben erwähnten Zapfen ähnliche Bildung an einem Samenkörper ist, der wie immer um den Kopf gekommen ist. Am frischen Präparat lässt sich das nicht unterscheiden.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel V.

Darstellungen von in Alkohol gehärteten und mit Hämatoxylin tingirten Präparaten aus den Hoden verschiedener Thiere und des Menschen.

(Die Figuren 1 u. 3 etwa 1500 Mal, die übrigen circa 1000 Mal vergrössert.)

Fig. 1. Kerntheilungsfiguren aus dem Hoden der Ratte. (Vergrösserung circa 1000 Mal.)

a) Der Kern ist rund, deutlich contourirt, das Chromatin an die Pole auseinandergerückt, durch fünf granulirte Stränge verbunden.

b) Der Zellkörper ist von einem schlauchförmigen, feingranulirten Strang durchsetzt, der das an die Pole auseinandergerückte, in grössere Körner geformte Chromatin verbindet.

c) Ein Kern von oben gesehen. Das in 8 grössere Körner differencirte Chromatin stellt fast die Form einer Blume dar.

d) Eine Zelle, deren Körper schon in zwei Theile durchtrennt ist, welche aber durch 5, die Chromatinpole verbindende Kernstränge vereinigt sind.

e) Eine ganz ähnliche Zelle.

Fig. 2. Ebensolche Zellen. (Vergrösserung 600 Mal.)

a bis d) Solche mit fadig geformten Chromatin-Anhäufungen.

e, f u. g) Mit körnigen Formen, in den beiden letzten die Zellen mit Einschnürung.

Fig. 3a u. b. Derlei Zellen vom Kaninchen.

Fig. 4. Zellen aus dem Hoden des afrikanischen Elephanten.

a) eine Randzelle in Theilung, der Kern tief eingeschnürt.

b) Zelle mit Kerntheilungsfigur. Der Contour des Kerns ist etwas verlängert aber deutlich oval.

c) Der Zellleib ist abgeschnürt. Der Kerncontour schlauchförmig gestreckt.

Fig. 5. Hodenzelle des Menschen mit ähnlichen Kern- und Zelltheilungs-Verhältnissen wie in Fig. 1e und Fig. 4c. Der Zellkörper ist in zwei Theile getrennt, die Chromatinkerne durch eine schlauchartige Figur verbunden.

Fig. 6a u. b. Kerntheilungsbilder vom Pferd.

Fig. 7a, b u. c. Kerntheilungen vom Auerhahn.

Fig. 8. Zellhaut einer Samenzelle von Elephas africanus, aus welcher der Samenkörper nach oben ausgetreten ist. Der obere durch die Hinterhälfte der Kernmemhran gebildete Theil ist durch eine in der Mitte durchbrochene Scheidewand (den untersten Theil der Kernmembran) von dem nirgends eine Continuitätsstörung zeigenden Sack der eigentlichen Zellhaut getrennt, die Ränder der Oeffnung sind flaschenbergartig nach oben gezogen (wohl durch die hindurchschlüpfende Geissel).

Fig. 9α u. β. Ein ähnlicher Zellrest vom Pferd in zwei verschiedenen Ansichten. Hier ist der eigentliche Zellhautsack hinten offen. In denselben ragt ein an den Boden der Kernmembrau sich ansetzender zapfenartiger Fortsatz.

Auch hier ist der Samenkörper nach oben ausgetreten.

Fig. 10. Eine ähnliche Zellmembran vom Wildschwein.

Fig. 11. Samenkörper aus dem Hoden vom afrik. Elephanten.

a) Keulenförmige Samenzelle mit deutlich im Innern des Zellleibes zusammengekrümmter Geissel.

b) Eine Samenzelle, aus deren hinterem von der Geissel durchbrochenen Ende der Zellinhalt hervorquillt.

c) Eine derlei Zelle, deren Zellmembran die Geissel schlauchförmig umgiebt.

d) u. e) Samenkörper, denen noch Reste der Zellmembran von verschiedener Grösse kragenartig anhaften.

Fig. 12. Ebenfalls Samenzellen aus dem Hoden des afrik. Elephanten.

a) Samenzelle mit hervortretendem, noch wenig gestrecktem Kopf und deutlichem kleineren Nebenkern.

b) Samenzelle mit ganz aus der Zelle herausgetretenem Kopf und grossem runden Nebenkern im untern Theil des Zellleibes.

c) α u. β. Eine ganz ähnliche Samenzelle in zwei verschiedenen Ansichten.

Fig. 13α u. β. Eine ebensolche Zelle des afrik. Elephanten, in welcher aber die Geissel deutlich sichtbar ist, in zwei Ansichten. Der grosse runde Kern ist von einer Seite her granulös, von der andern in drei deutliche Körner zerklüftet.

Fig. 14. Ebenfalls Samenzellen des afrikan. Elephanten.

a) Samenkörper, dessen Geissel von einer schlauchartigen Scheide der Zellhaut umgeben ist, der ein ovaler dunkler Nebenkern anliegt und deren Oeffnung glatte gewulstete Ränder zeigt.

b) α, β, γ, δ. Ein eben solcher Samenkörper in vier verschiedenen Ansichten, um den deutlichen und festen Zusammenhang des

Nebenkerns mit der Zellhaut zu zeigen. Der untere Rand der Zellmembran ist glatt und etwas wulstig verdickt.

Fig. 15. Samenkörper aus dem Hoden des Menschen.

a) u. b) Samenkörper mit die Geissel schlauchförmig umgebender Zellhaut, welche aber jene nicht in ihrem Innern erkennen lässt. (Bei a ein dunkler Fleck, der vielleicht ein Nebenkern sein kann, doch ist bei der starken Tinction ohne deutliche Differenzirung das nicht mit Sicherheit zu bestimmen.)

c) Samenkörper, dem die weit aufgerissene Zellhaut anhaftet, aus der neben der deutlich sichtbaren Geissel sich der Zellinhalt entleert.

d) Samenkörper mit kugeligrundem Kopf, dem ein kragenartiger Rest der Zellhaut anhaftet. Die Geissel steckt mit ihrem freien Ende in granulöser Masse.

Tafel VI.

Darstellungen verschiedener Formelemente aus dem ejaculirten Sperma des Menschen.

(Die Figur 6 etwa 600 Mal, die übrigen 1000 Mal vergrössert.)

Fig. 1. Eine Samenzelle mit randständigem Kern, an welchem die eine Hälfte des Contours deutlich die charakteristische Verdickung zeigt.

Fig. 2. Eine vollkommen runde Samenzelle, in welcher der vollkommen ausgebildete Kopf eines Samenkörpers mit an beiden Polen verdicktem Contour sichtbar ist, die Geissel ist nicht zu bemerken.

Fig. 3. Eine ebenfalls kreisrunde Samenzelle, an welcher der Kern als deutliche über der Contour des Zellkörpers hervorragende Prominenz sichtbar ist.

Fig. 4 α u. β. Eine ebenfalls runde Samenzelle in zwei Stellungen. Der fertige Samenkörper liegt so der Wand an, dass die Geissel so ziemlich einem grössten Kreise der Zellkugel entspricht.

Fig. 5. Eine grosse unregelmässig contournirte Samenzelle, in deren Innern deutlich ein vollkommen entwickelter Samenkörper sichtbar ist.

Fig. 6 α, β u. γ. Eine Samenzelle mit über der Zellcontour hervorragendem Kopf mit grell voneinander verschiedenem hellen vorderen und dunklen hintern Abschnitt. Die Geissel im Innern der Zelle zusammengebogen.

Die Zelle machte deutliche amöboide Formveränderungen. α u. β sind Portrait-Zeichnungen, γ aber nach dem Gedächtniss gezeichnet, stellt eine den beiden anderen Figuren vorausgehende Configuration dar.

Fig. 7a, b u. c. Samenzellen mit über den Zellcontour herausragendem Kopf des fertigen Samenkörpers, dessen Geissel im Innern der Zelle zusammengebogen liegt. Die Köpfe auch hell und dunkel wie in Fig. 6. Die drei Bilder dürften alle einer auch mit Fig. 6 identischen Zelle angehören, doch kann ich für die Identität nicht mit aller Bestimmtheit einstehen, da die Zelle mehrfach von herumschwimmenden Samenkörpern herumgestossen wurde. An c ist ein deutlicher veränderlicher Fortsatz bemerkbar.

Fig. 8. Eine länglich gestreckte Samenzelle, in der ähnlich wie bei den vorhergehenden Figuren ein Samenkörper eingeschlossen ist. Der Inhalt ist ausserdem von verschiedenen Körnern durchsetzt.

Fig. 9 α, β, γ. Eine ganz ähnliche Samenzelle, welche langsame Formveränderungen bemerken liess, welche in den drei Darstellungen zur Anschauung gebracht sind. (Aus demselben Präparate wie Fig. 8, die zwei Stunden später zur Beobachtung kam.)

Fig. 10a, b, c, d, e. Samenzellen von sehr verschiedener Grösse mit verschieden weit aus dem Zellkörper herausgetretenem Kopfe und im Innern der Zelle zusammengebogenem Geissel. An Fig. a ist auch die Kopfkappe deutlich. An a u. b auch an der Insertionsstelle der Geissel ein rundes knopfartiges Gebilde, wie solches auch an Fig. 8 sichtbar ist.

Fig. 11. Eine runde Samenzelle, in deren Innern der Kopf des Samenkörpers noch festgehalten ist, während die Geissel schon frei geworden ist. Diese bewegte sich auf das Lebhafteste und rollte die Zelle hin und her.

Fig. 12 α u. β. Eine Samenzelle in zwei Stellungen, in deren Innern der Kopf des Samenkörpers noch ganz eingeschlossen ist, und deren Masse auch einen Theil der Geissel umschliesst, in derselben liegen zahlreiche glänzende Körner zerstreut. (Auch bei Fig. 8, 9 u. 10a sind solche bemerkbar, vielleicht Colloid?)

Fig. 13a, b, c, d. Verschiedene Samenzellen, deren Samenkörperköpfe verschieden weit aus dem Zellleibe hervorsehen. Auch hier sind glänzende Körner sichtbar. In d liegen sogar zwei dem schon ganz ausgetretenen Kopfe an. Die Kopfkappe ist bei allen abgestreift und die Köpfe vorn hell, hinten dunkel. Bei b ist der Kopf ziemlich kugeligrund geblieben.

Fig. 14. Ein Samenkörper, an dem ein Rest der Zellmembran kragenartig dem Abgangspunkt der Geissel vom Kopfe anhaftet. (Ein unendlich häufiger Befund.)

Fig. 15. Ein Samenkörper mit abgebrochenem aber seitlich der Geissel noch anhaftenden Kopfe.

Fig. 16. Ein Samenkörper ohne Kopf, wie er sehr oft vorkömmt. An dem

verdickten Vorderende ist eine kurze Spitze sichtbar. (Vielleicht eine Insertion des Axenfadens im Kopfe??)

Fig. 17. Ein Samenkörper ohne jede Anhänge, aber mit deutlicher Kopfkappe, die auch noch den Spitzenknopf trägt.

Fig. 18. Ein höchst eigenthümlicher Samenkörper mit ungewöhnlich grossem, deutlich eine helle und eine dunkle Zone zeigenden Kopf, an welchem sich ein sehr heller grosser Zapfen hinten ansetzt, aus welchem eine ausserordentlich dünne und in lebhaftester Bewegung ungemein enge Schlingen bildende Geissel ihren Ursprung nimmt. (Die Zeichnung entspricht insoferne den thatsächlichen Verhältnissen nicht, als die Geissel viel zu dick dargestellt ist, weil es eben nicht anders ausführbar ist.)

Fig. 19 u. Fig. 20. Aggregate von Samenzellen, sogenannte Samencysten, Spermatogemmen nach v. la Valette St. George, in Fig. 19 drei in Fig. 20 zahlreiche Zellen enthaltend, die in letzteren an den Kernen deutlich halbseitige Contourverdickungen zeigen.

Tafel VII.

Darstellungen von amöboiden Zellen aus dem ejaculirten Sperma.

Fig. 1 bis Fig. 4 aus dem des Menschen, Fig. 5 aus dem des Hundes.

Fig. 1. Eine amöboide Zelle aus dem Sperma des Menschen etwa $1\frac{1}{2}$ Stunden nach der Ejaculation in 10 verschiedenen Configurationen, die in den Bildern a bis k chronologisch geordnet dargestellt sind.

Der Zellinhalt ist fein granulirt und enthält hin und wieder glänzende Körner (Colloid?). In k ist der in den früheren Phasen unsichtbare Kern deutlich wahrnehmbar.

Fig. 2 a, b, c. Vielleicht dieselbe Zelle — etwas später beobachtet (also die Identität nicht vollkommen sicher).

(a wurde gemessen und zeigte sammt dem obern Fortsatz einen Diameter von 6,1 μ.)

Fig. 3 a bis f. Ebenfalls eine amöboide Zelle in ihren allmählichen Formveränderungen. (a wurde gemessen und zeigte ohne Fortsätze einen Durchmesser von 9,15 μ.)

Fig. 4 a bis d. Eine amöboide Zelle aus dem Sperma des Menschen, 7 Stunden nach der Ejaculation beobachtet. Dieselbe hat eine ganz andere Gestalt als die früher dargestellten. Dieselbe hatte ohne Fortsätze etwa 11,59 μ im Durchmesser und zeigte deutliche Locomotion, indem sie in 2 Minuten um die Länge ihres Diameters fortkroch, doch war die Bewegung nicht gleichmässig, so dass sie in 2 Mi-

nuten auch nur den halben Weg machte. Die Fortsätze wurden langsam ausgestreckt und wieder eingezogen.

Fig. a bis k. Eine amöboide Zelle aus dem ejaculirten Sperma des Hundes gleich nach der Ejaculation. Von c an wurden die sich allmählich ergebenden Formveränderungen derart aufgezeichnet, dass von c bis d 2 Minuten, von d bis e 3 Minuten, von e bis f 2 Minuten, von f bis g 3 Minuten, von g bis h 2 Minuten, von h bis i 4 Minuten, von i bis k 4 Minuten vergingen, worauf Ruhe eintrat.

Ueber den Darmkanal der Crustaceen nebst Bemerkungen zur Epithelregeneration.

Von

Johannes Frenzel.

(Aus dem Zoologischen Institut in Berlin.)

Hierzu Tafel VIII und IX.

Als ich mich vor einigen Jahren mit dem histologischen Bau des Darmkanals des Flusskrebses beschäftigte, erschien es mir nothwendig, auch noch andere Decapoden des Vergleichs halber heranzuziehen, um so mehr, als kurz vorher Alex.-Nic. Vitzou[1]) ausgedehnte Untersuchungen über diesen Gegenstand veröffentlicht hatte. Ein längerer Aufenthalt in der Zoologischen Station zu Neapel bot mir hierzu eine günstige Gelegenheit, doch liessen mich andere Arbeiten erst jetzt dazu gelangen, das in Neapel conservirte Material zu verwerthen. Auch stand ich bald davon ab, eine grössere Anzahl von Species in gleicher Weise zu berücksichtigen, da der Darmkanal der Decapoden so sehr nach einem Typus gebaut ist, dass schon einige wenige Vertreter dieser Crustaceenordnung genügen, um ein Bild seiner Structur und der ihn zusammensetzenden Elemente zu bilden. — Den Gegenstand meiner Untersuchung lieferten daher nur folgende Arten: Astacus fluviatilis, Scyllarus arctus, Palinurus vulgaris, Paguristes maculatus, Maja squinado, Dromia vulgaris und Pachygrapsus marmoratus. Diesen Decapoden möchte ich von anderen Krebsen nur noch Phronima anreihen, um mit wenigen Worten an einige an anderer Stelle[2]) gemachten Bemerkungen wieder anzuknüpfen.

1) Recherches sur la structure et la formation des Téguments chez les Crustacés Décapodes. Archives de Zoologie Expérimentale X, 1882, p. 451 ff.

2) Ueber die Mitteldarmdrüse der Crustaceen. Mittheilung aus der Zool. Station zu Neapel Bd. V p. 50 ff.

Geschichtliches.

Ist auch besonders der Flusskrebs schon oft der Gegenstand eingehender mikroskopischer Untersuchungen gewesen, so bleibt doch noch sehr viel, besonders was den histologischen Bau der einzelnen Organe betrifft, zu erforschen übrig, da merkwürdigerweise gerade die Decapoden in neuerer Zeit sehr vernachlässigt wurden, während doch manche andere Crustaceenordnungen eine Reihe von namhaften Monographisten und anderen Erforschern gefunden haben; und wenn man von der umfangreichen schon oben erwähnten Schrift Alex.-Nic. Vitzou's absieht, welche zwar multa, aber nicht gerade multum bringt, und sich zum Theil mit der Wiederholung schon bekannter Thatsachen begnügt, so wird man finden, dass unsere bisherige Kenntniss von dem Bau und der Thätigkeit des Darmkanals jener Thiere noch in ein gewisses Dunkel gehüllt ist.

Es soll hier nicht auf Alle diejenigen eingegangen werden welche sich bereits in der ersten Hälfte unseres Jahrhunderts mit der makroskopischen Anatomie des Krebses und im besonderen seines Darmtractus beschäftigt haben. Daher möge an dieser Stelle nur Oesterlein[1]) genannt werden, welcher (1840) zum ersten Male in genauer Weise den Magen des Flusskrebses beschrieb. Und sehen wir von denjenigen ab, welche wie Johannes Müller, Meckel u. A. die ersten Angaben über die Gewebe, speciell über die Drüsengewebe des Krebses machten, so ist aus jener Zeit nur noch B. Reichert[2]) anzuführen, welcher in seiner noch heute soviel genannten Abhandlung „Vergleichende Beobachtungen über das Bindegewebe" auch dem Bindegewebe dieses Thieres, wenn zwar nur eine geringe Beachtung schenkte. Von grösserer Bedeutung für uns wird dagegen erst die Untersuchung Leydig's „Zum feineren Bau der Arthropoden", welche 1855[3]) erschien, denn sie bietet namentlich in Betreff des Bindegewebes der Arthropoden viel Bemerkenswerthes und auf den Flusskrebs Bezügliches. So unterschied Leydig in der Haut desselben „gewöhnliches" Bindege-

---

1) Müller's Archiv f. Anatomie und Physiologie 1840. Oesterlein, Ueber den Magen des Flusskrebses.

2) Dorpat 1845.

3) Müller's Archiv 1855, p. 376 ff.

webe mit „Bindegewebskörpern“ und „gallertige Bindesubstanz“, welche aus einem Maschenwerk bestehe, das in seinen Centralpunkten schöne, grosse Kerne besitze und in den Hohlräumen eine helle Gallerte einschliesse. Ueber die Struktur des Darmes hingegen erfahren wir nur Wenig von Bedeutung, ein Umstand, welcher sich durch die Unvollkommenheit der damals in Gebrauch gewesenen Methoden von selbst erklärt. Doch sah Leydig schon in der Darmwandung verästelte Muskeln und erwähnt die zellenartige Zeichnung der (Chitin-) Intima, deren Matrixzellen er gleichfalls deutlich erkannte.

Die berühmte Abhandlung Häckel's, welche zwei Jahre darauf (1857) in derselben Zeitschrift unter dem Titel „Ueber die Gewebe des Flusskrebses“ und theilweise als Inauguraldissertation erschien, liess merkwürdigerweise den Darmkanal fast ganz unberücksichtigt, so dass doch trotz der grossen Sorgsamkeit der Untersuchung dem Autor das so interessante Epithel des Mitteldarms völlig entgangen ist.

Das in demselben Jahre herausgegebene „Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere“ Leydig's gab darauf eine zwar im Princip richtige, aber doch nur schematische Darstellung der verschiedenen Schichten, welche den Enddarm des Flusskrebses zusammensetzen.

Eine Reihe von Jahren verstrich nun, bis man sich erst wieder in neuerer Zeit, geleitet und gestützt durch die so ausgebildete Schnittmethode, dem Darmkanal der Decapoden zuwandte, indem man nun nicht mehr einzig und allein beim Flusskrebs stehen blieb, sondern auch dessen nächste Verwandten in den Kreis der Betrachtung hineinzog. Max Braun's Abhandlung: „Ueber die histiologischen Vorgänge bei der Häutung von Astacus fluviatilis“[1]) machte 1875 den Anfang. Sie theilt den Darm des Krebses in drei Abschnitte: Oesophagus, Magen und Enddarm, kennt jedoch den Mitteldarm nicht. Unzweifelhaft aber hat Braun das Epithel desselben wohl gesehen und nur falsch gedeutet, indem er es als der Matrix zugehörig betrachtete. Er fand nämlich am Anfangstheil des Enddarms dicht hinter dem Magen „Zellen von beinahe riesigen Dimensionen“, während die eigentlichen Matrixzellen um vieles kleiner wären. Die Serosa, welche aussen die Ringmuskel-

---

1) Arbeiten aus dem zoolog.-zootom. Institut in Würzburg II. Bd. 1875.

schicht umgiebt, besteht ferner nach Braun aus einem grosszelligen Bindegewebe, während sich das in den Lücken der Darmwandung liegende Bindegewebe von ersterem verschieden verhalte und einen grossen Reichthum von Kernen besitze.

Nur flüchtig sei der Arbeit J. J. Parker's: On the stomach of the freshwater Crayfisch[1]) 1876 gedacht, welche eine genaue anatomische Zergliederung des Magens und besonders seiner Chitinbewaffnung giebt. — Auch die Untersuchung, welche Bartsch[2]) über „die Ernährungs- und Verdauungsorgane des Astacus leptodactylus" anstellte, kommt hier nur wenig in Betracht, um so mehr als der Verfasser, wie er selber sagt, auf ältere Arbeiten keine genügende Rücksicht nehmen konnte und daher schon viel Bekanntes wiederbringt.

Während Huxley in seinem Lehrbuch der Vergleichenden Anatomie der wirbellosen Thiere noch nicht eine richtige Auffassung des Darmkanals der Decapoden erkennen liess, so finden wir dagegen in seiner so anziehenden Schrift: „Der Krebs; Eine Einleitung in das Studium der Zoologie"[3]) zum ersten Male die anatomische Gliederung des Darmes in Vorder-, Mittel- und Enddarm richtig angegeben. „Man kann", so führt Huxley p. 54 aus, „also einen Vorderdarm und einen Hinterdarm unterscheiden, die einen dicken inneren Cuticularüberzug besitzen, und einen sehr kurzen Mitteldarm, der keinen solchen Ueberzug hat."

Als letzter, welcher sich in eingehenderer Weise auch mit dem Darmkanal der Decapoden beschäftigte, ist noch Alex.-Nicolas Vitzou zu nennen (l. c.), welcher speciell auf die Structur des Vorder- und Enddarms eingeht, ohne jedoch weit über seine Vorgänger hinauszukommen, gegen welche er vielmehr wegen der schleppenden Breite seiner Darstellung und ihrer geringen Uebersichtlichkeit weit zurückbleibt. Auch sind die Abbildungen, welche er giebt, so prachtvoll sie auch von dem Kupferstecher ausgeführt sind, doch viel zu schematisch gehalten, um der natürlichen Beschaffenheit entsprechen zu können. Dies gilt namentlich vom Bindegewebe, welches bald aus grossen Zellen (cellulles arrondies), bald aus Fibern bestehen soll, in denen Kerne eingelagert seien.

---

1) Journal of Anatomy and Physiology 1876.

2) Budapester Naturhistor. Hefte 1878. II.

3) Internationale wissenschaftl. Bibliothek. XLVIII Bd. Brockhaus, Leipzig 1881.

Von den Crustaceen gilt im Allgemeinen, dass der Mitteldarm den an Länge beträchtlichsten Theil des Darmrohrs bildet (Gegenbaur, Grundriss der Vergleichenden Anatomie), während der Enddarm um vieles kürzer sei. In diesem Sinne äussert sich auch Claus in seinen Grundzügen der Zoologie (4. Aufl. p. 516). Hiervon verhalten sich aber, wie sich zeigen wird, die Decapoden, mit Ausnahme der Paguriden, durchaus abweichend, welcher Umstand es auch erklärlich macht, dass ihr Mitteldarm bisher noch so wenig gewürdigt worden ist. — In Folgendem möchte ich daher versuchen, diese Lücke in einigen Punkten auszufüllen.

Methoden der Untersuchung.

Da sich mein Bestreben zuvörderst darauf richtete, die topographische Anatomie des Darmkanals festzustellen, so machte ich hauptsächlich von der Schnittmethode Anwendung. Die Untersuchung des frischen Gewebes wurde nur aushülfsweise herbeigezogen, theils weil sie nur unbedeutende Resultate lieferte, theils weil die Gewebselemente bei der Präparation mit der Nadel entweder zu Grunde gehen, wie die Epithelzellen des Mitteldarms und seiner Anhänge, oder stark verzerrt und in ihrem Aussehen verändert werden. Auch hat ja schon Häckel, welcher auf diese Methode allein angewiesen war, beim Flusskrebs wenigstens fast alles das erreicht, was mit derselben eben zu erreichen ist.

Die Fixirung und Härtung der Gewebe gelang mir nicht überall gleich befriedigend und musste je nach dem Objekte ausprobirt werden. Als ganz unbrauchbar für diesen Zweck erschienen von den gebräuchlicheren Mitteln Osmiumsäure, Chromsäure, chromsaure Salze sowie die verschiedenen Mischungen und Modifikationen dieser Flüssigkeiten, mit Ausnahme etwa der von Perenyi[1]) angegebenen, welche mir auch schon bei Gelegenheit der Mitteldarmdrüse (Leber) der Crustaceen gute Dienste geleistet hat. Wiewohl dieselbe eine leichte Quellung hervorrief, so erwies sie sich doch als recht brauchbar z. B. bei Maja, indem sie namentlich das Kerngerüst in den Mitteldarmzellen gut fixirte. Für den Flusskrebs ziehe ich Pikrinschwefelsäure, mit zwei Theilen Wasser versetzt, allen übrigen Flüssigkeiten vor. Es genügt eine $^1/_4$ stün-

1) Zoolog. Anzeiger 1882. N. 119.

dige Behandlung damit, worauf die Härtung mit anfänglich 70 procentigem Alkohol vorgenommen wird. Ist bei diesem Thiere auch Sublimatwasser (gesättigte Lösung) mit einigem Erfolge anwendbar, so kommt dieses doch erst bei den Seekrebsen zur Geltung. Leider löst sich aber bei der Härtung mit Sublimat das Mitteldarmepithel leicht von seinem Substrate los, so dass es oft verloren geht oder nur noch in einzelnen Fetzen zusammenhangslos im Darmlumen hängt. Doch ist dies auch insofern von Vortheil, als man es wie ein Häutchen von der äusseren Darmwandung abziehen und zur Herstellung eines Oberflächenpräparates benutzen kann.

Zur Anfertigung von Schnitten schien mir das Einschmelzen in Paraffin völlig ausreichend zu sein und zog ich es dem Einschmelzen in Celloidin desshalb vor, weil es weniger umständlich ist. Auch glaube ich, dass man bei der Auswahl des Paraffins nicht so überaus ängstlich zu sein braucht und mit dem gewöhnlich käuflichen gute Erfolge erzielt, wenn man es nur vor dem völligen Erstarren in kaltem Wasser abschreckt und nach kurzer Zeit unter das Messer bringt, um das Anschiessen grösserer Krystalle zu vermeiden, was geschehen würde, wenn man das Paraffin langsam erkalten lässt, oder nach schnellem Erkalten wochenlang aufbewahrt. Beim Vorhandensein grösser, schon mit blossem Auge sichtbarer Krystalle aber wird das Paraffin nicht nur bröckelich, sondern es werden auch feinere Strukturen leicht zerstört.

Um die Schnitte zu färben, wurden dieselben, wie bereits an anderer Stelle[1]) angegeben, mit Chromgummi aufgeklebt. Dieses kann reichlich mit Glycerin vermischt werden; auch empfiehlt sich ein Zusatz von Alkohol, welcher bezweckt, dass diese Flüssigkeit besser auf dem Glase haftet. Dieselbe kann in ganz dünner Schicht mit einem Pinselchen aufgetragen oder auch mit dem Finger verrieben werden, ohne dass sie zu schnell eintrocknet und ihre Klebrigkeit verliert, obwohl sie nur noch eine minimale Menge von Gummi enthält. Es lassen sich auf diese Weise etwa 120 einzelne Schnitte mit Bequemlichkeit auf dem Objektträger anordnen. — Zum Tingiren benutzte ich Alauncarmin, saure alko-

---

1) Vergl. Ueber die Mitteldarmdrüse der Mollusken. Auszug. — Dieses Archiv XXV p. 50.

holische Carminlösung nach Grenacker, wässerige Hämatoxylinlösung nach Böhmer und Safranin. Für das Mitteldarmepithel ist eine Doppelfärbung mit saurem Carmin und Hämatoxylin sehr zweckmässig.

Die Präparate schloss ich, wie gewöhnlich, in Canadabalsam ein, obwohl die Zellgrenzen hierin recht undeutlich werden. Doch bietet Glycerin oder Glycerinleim, worin ihre Deutlichkeit auch noch viel zu wünschen übrig lässt, sonst keinerlei Vorzüge dar, lässt vielmehr den Nachtheil sehr fühlbar werden, dass das Kerngerüst sehr an Klarheit und Schärfe verliert.

Bei der Frage nach der Vermehrung der Epithelzellen im Mitteldarm musste ich der Forderung W. Flemming's gerecht werden und ein starkes Linsensystem benutzen, nämlich Oelimmersion $^1/_{24}$" von Winkel mit Ocular II, da sonst in der That, selbst bei den hier vorliegenden verhältnissmässig grossen Gewebselementen, grössere Feinheiten wie Kernstrukturen kaum sicher zu erkennen sind. Die Fig. 15 bis 26 incl. sind mittelst dieser Vergrösserung wiedergegeben. Im übrigen behalf ich mich meist mit der Wasserimmersion B von Winkel, befeuchtete aber, wie dies wohl auch Andere thun, die Linse nicht mit Wasser, sondern mit halbverdünntem Glycerin, wodurch die Helligkeit des Bildes zuzunehmen scheint und auch ein schnelles Verdunsten des Tropfens vermieden wird.

Die topographische Anatomie des Darmkanals.

Wie bekannt steigt der Oesophagus bei den Decapoden dorsalwärts in die Höhe und erweitert sich dann zu dem oft räumlich sehr ausgedehnten Kaumagen. Dieser erste Darmabschnitt, welcher die Gesammtheit des Vorderdarms darstellt, möge hier nicht weiter in Betracht kommen; denn der Bau des Kaumagens ist schon oft und eingehend studirt worden, so von Oesterlein und Parker, und in neuerer Zeit von Nauck[1]) und F. Albert[2]). Auch der Oesophagus ist schon, namentlich von Max Braun untersucht worden, so dass dasjenige, was darüber noch zu sagen sein wird, an anderer Stelle erledigt werden kann.

---

1) Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie Bd. XXXIV. Heft 1.

2) F. Albert, Das Kaugerüst der Decapoden. Ebenda Bd. XXXIX p. 444 ff.

Dicht an den Pylorustheil des Magens setzt sich die enge Röhre des Mitteldarms an. Sie ist bei den meisten Decapoden ausserordentlich kurz und misst selbst bei grossen Thieren nur einige Millimeter. Bei Maja mag seine Länge den Durchmesser nur ein wenig übertreffen; bei Paguristes hingegen finden sich andere Verhältnisse. Hier ist das Kopfbruststück sehr lang gestreckt und die Mitteldarmdrüse ist gänzlich in das Abdomen gedrängt, so dass sich auch der Mitteldarm weit nach hinten zieht und den Enddarm an Länge übertrifft. — Dem Mitteldarm sind zwei Systeme von Anhangsorganen eigen, deren erstes die Mitteldarmdrüse (Leber) umfasst. Diese Drüse, in doppelter Zahl vorhanden, mündet mit je einem Ausführungsgang vorne ventral ein und zwar dicht hinter dem Pylorusmagen (Taf. VIII Fig. 5), an einer Stelle, wo das Cylinderepithel des Mitteldarms schon aufhört und die Cuticularbekleidung des Vorderdarms sichtbar wird. Sie ist räumlich ungemein entwickelt und liefert die zur Verdauung nöthigen Enzyme[1]; zwar ist sie als Ausstülpung des Mitteldarms zu betrachten, besitzt aber andere Epithelzellen als dieser.

Das zweite System von Anhangsorganen ist von untergeordneter Bedeutung, indem es räumlich meist nur wenig entwickelt ist. Diese Anhänge, welche als einfache Aussackungen des Mitteldarms anzusprechen sind, münden mehr dorsalwärts und am Ende dieses Darmabschnittes ein, dort wo er in den Enddarm übergeht (Taf. VIII Fig. 4 oben). Daher befinden sie sich bei Paguristes auch ganz weit hinten, während sie sonst bei den anderen Decapoden wegen der Kürze des Mitteldarms scheinbar dicht hinter dem Pylorusmagen austreten. Ihre Gestaltung ist eine verschiedene. Beim Astacus z. B. findet sich nur eine unpaare Aussackung, welche Huxley sehr passend als dorsale Darmtasche bezeichnet. (Vgl. Huxley l. c. p. 49, Fig. 10. coe. sowie hier Taf. VIII, Fig. 4 bis 7 oben.) Auch Maja besitzt eine ähnliche Tasche, welche dann nach vorne zu noch in einen kurzen tubus ausläuft. Wie ich bei Claus (Grundzüge l. c. p. 619) angegeben

---

1) Vergl. ausser Hoppe-Seyler und Krukenberg noch Max Weber: Ueber den Bau und die Thätigkeit der sog. Leber der Crustaceen. Dieses Archiv XVII, p. 385 ff. und Johannes Frenzel: Ueber die Mitteldarmdrüse der Crustaceen; Mittheilungen aus der Zoolog. Station zu Neapel, Bd. V, p. 50 ff.

finde, sollen bei diesem Thiere mehrere Blindschläuche vorhanden sein, worüber ich aber leider wegen Mangels an Material mir keine Gewissheit verschaffen konnte. Nur fand ich in Querschnitten durch den vordersten Theil des Enddarms an der Wandung desselben noch einen sehr kleinen Anhang, welcher das Epithel des Mitteldarms besass. In andern Fällen schliesslich gestalten sich diese Darmanhänge zu zwei langen fadenförmigen Schläuchen, deren Richtung, wie bei Dromia und Pachygrapsus nach vorne geht, indem sie sich mit spiraliger Windung an die Magenwandung anlegen. Auch Paguristes besitzt zwei derartige Schläuche, die aber wegen der Länge des Mitteldarms weit vom Magen getrennt sind.

Ohne weitere Complikation geht der Mitteldarm in den Enddarm über, welcher gleichfalls in seiner äusseren Gestaltung höchst einfach ist und den Körper des Thieres in dessen Längsrichtung ohne Schlingenbildung u. dergl. durchzieht. Er bildet meist den längsten Theil des ganzen Darmtractus, so namentlich bei den Makruren, und nur bei Paguristes tritt er an Länge zurück. Sämmtlichen Decapoden scheint es ferner eigenthümlich zu sein, dass dieser letzte Darmabschnitt frei von Anhängen und selbständig entwickelten Drüsen ist, während sich etwas Derartiges doch bei vielen Arthropoden als Malpighi'sche Gefässe z. B. zeigt. Auch die Amphipoden sollen zuweilen an der Dorsalseite zwei als Malpighi'sche Gefässe zu deutende Schläuche besitzen, doch vermuthe ich, dass sich dieselben mit den Mitteldarmanhängen von Paguristes werden identificiren lassen, welche scheinbar ja auch, wenn man die histologische Struktur des betreffenden Darmabschnitts nicht beachtet, als zwei dorsale Schläuche dem Enddarm entspringen[1]. —

1) In seiner sehr verdienstvollen Abhandlung: „Beiträge zur Kenntniss der Amphipoden der Adria" (Arbeiten aus dem Zoologischen Institute der Universität Wien etc. Tom. III, 1881, p. 122 ff.) geht Otmar Nebeski auf die „Harndrüsen" der Crevettinen näher ein. Ich bin völlig seiner Meinung, dass dieselben „nicht der Enddarmregion angehören, sondern auf Ausstülpungen der Dünndarmwand zurückzuführen sind", woraus folgt, „dass wir sie den Malpighi'schen Schläuchen der Insekten nicht homolog setzen können, da diese ja aus dem Enddarm entspringen." Nur kann ich nicht recht einsehen, warum Nebeski es für zweckmässig hält, von „Harndrüsen" zu sprechen und sie als ein „Exkretionsorgan" zu bezeichnen. Zwar findet er einen merklichen Unterschied zwischen dem Epithel dieser Drüsen und

Man kann kaum am Enddarm der Decapoden mehrere verschieden gestaltete Abschnitte unterscheiden. Nur pflegt das Ende desselben, das sog. Rectum, eine dünnere Wandung zu besitzen, wie beim Astacus, oder die im Innern längslaufenden Wülste verflachen sich, so dass dieser Darmtheil ein anderes Aussehen gewinnt. Wenn aber Al.-Nic. Vitzou an mehreren Stellen von einer „portion renflée" des Enddarms spricht, so weiss ich nicht, was er dafür genommen hat. Vielleicht hat er den stets engeren Mitteldarm, indem er ihn für den Anfangstheil des Enddarms ansah, zu jenem weiteren Theile in Gegensatz gebracht, oder er hat sich durch eine zufällige Erweiterung eines Darmstückes, wie eine solche durch Inhaltsbestandtheile oder durch Erschlaffen der Ringmuskulatur wohl bedingt werden kann, täuschen lassen.

Die histologische Struktur des Darmtraktus zeigt bei allen Decapoden den gleichen Habitus, was besonders am Enddarme ersichtlich wird. Sein Querschnitt ist ein kreisförmiger, doch ist seine Wandung nicht von derselben Dicke. Sie besteht vielmehr aus einer Anzahl gleich- oder verschieden grosser unter sich zusammenhängender Wülste, welche aussen von einer gemeinsamen Ringmuskelschicht und einer bindegewebigen Hülle umgeben sind. Beim Astacus finden wir 6 solcher gleichgrossen und gleichgestaltigen Wülste, welche den gesammten Enddarm von vorne bis hinten mit einer schwachen spiraligen Drehung bekleiden (Taf. VIII Fig. 2) und welche bei kräftiger Contraktion der Ringmuskeln das Darmlumen bis auf ein Minimum verengern können. Auch

---

demjenigen des Mitteldarms. Doch scheint mir dieser Unterschied, welcher eigentlich nur in der verschiedenen Höhe der Epithelzellen seinen Grund findet, kein sehr tiefgehender zu sein. Allerdings wies Nebeski auch in den Schläuchen bei Orchestia Conkretionen nach, die aber der Hauptsache nach aus kohlensaurem Kalk beständen, also doch wohl nicht viel mit dem Exkret der Malpighi'schen Gefässe der Insekten gemein haben. Auch vermisse ich den Nachweis, dass diese Conkretionen nun wirklich aus den Drüsenlumen ausgeschieden werden, und da sich derartige „feste Exkretionsprodukte" bei anderen Crevettinen **niemals** vorfanden, so halte ich dafür, dass ihre Bedeutung zum Mindesten noch sehr zweifelhaft ist. Man braucht hierbei wohl nicht gerade an eine pathologische Erscheinung zu denken, vielleicht aber kann es sich um eine Degeneration dieser Drüse handeln, wofür der Umstand spricht, dass „das Epithel in einem grossen Theile des Organs ganz verdrängt" wird, an dessen Stelle dann eine Verkalkung Platz greift, wie eine solche ja oft mit Degenerationserscheinungen Hand in Hand geht.

bei Palinurus zeigen diese Wülste eine grosse Regelmässigkeit, doch wechselt hier immer ein grösserer mit einem oder zwei kleineren ab (Taf. VIII Fig. 9). Bei Maja haben sie nicht die Länge des Enddarms. Sie bestehen vielmehr aus kürzeren Theilen, zwischen deren sich abflachenden Enden sich immer wieder neue einzuschieben scheinen. Dies rührt jedoch davon her, dass sie durch Querrunzeln unterbrochen sind. Doch dürfte ihre Anzahl auch einem gewissen Gesetz unterworfen sein, wie auch diejenige von Scyllarus und Palinurus, wo sich in beiden Fällen 12 gleich grosse Wülste finden, zwischen deren Ansatzstellen häufig noch ein ganz kleiner sichtbar wird. Ihre Zahl ist also die doppelte wie bei Astacus.

Ganz flach werden die sonst hohen Wülste (Fig. 1) beispielsweise bei Scyllarus im Rektum, wo sie nur noch als niedrige Buckel erscheinen, und bei Paguristes haben sie im ganzen Enddarm solch' ein Aussehen, ganz abgesehen davon, dass überall je nach dem Zustande der Wulstretraktoren oder der diesen entgegenwirkenden Ringmuskeln das Bild sich ändern kann.

Der Bau der einzelnen Wülste ist im Wesentlichen ein übereinstimmender, was man am leichtesten an Querschnitten erkennen kann. Die innere Auskleidung wird von einer kräftigen Cuticula gebildet, deren Dicke im Allgemeinen eine gleichmässige ist. Dieser Chitincuticula folgt nach der Peripherie des Darmes hin die Epithellage der Matrix[1]) oder Hypodermis, deren hohe Cylinderzellen sich mit Deutlichkeit erkennen lassen, während bekanntlich in vielen Fällen dieses Epithel unter sonst ganz ähnlichen Umständen sich stark reducirt oder sonstwie verändert erweist. Meist ist hier eine Hypodermiszelle wie die andere geformt, indem sie alle annähernd von gleicher Höhe und gleicher Breite sind, so bei Scyllarus (Fig. 1), Astacus (Fig. 8) und Maja. In der Abbildung, welche Al.-Nic. Vitzou von dem Enddarm des Astacus giebt, sind diejenigen Zellen, welche in der Mitte des Wulstes liegen, auffallend hoch gezeichnet[2]), was mir jedoch nicht richtig zu sein scheint, da mir ein derartiges Aussehen in meinen Präparaten nicht entgegentritt. Bei Maja, Astacus und Palinurus mögen diese Zellen

---

1) Matrix, Hypodermis und Chitinogene Membran sind Synonyme. Huxley jedoch (Der Krebs, l. c. p. 151) nennt „Matrix" die Grundsubstanz der Bindegewebe.

1) l. c. Taf. XXVI, Fig. 25.

etwa doppelt so hoch als breit sein, bei Scyllarus sind sie wohl noch etwas höher, während sie bei Paguristes nicht viel höher als breit sind. Bei Maja und Paguristes, wo die zurückziehenden Muskeln nur vereinzelt auftreten, stehen die einzelnen Epithelzellen dicht neben einander gereiht wie ein typisches Cylinder- oder Pallisadenepithel da (Fig. 11). Bei anderen Dekapoden, so bei Astacus (Fig. 8) und noch viel mehr bei Scyllarus jedoch (Fig. 1) sind sie entweder alle einzeln oder in Gruppen durch faserige Muskelsehnen, welche sich an die Cuticula ansetzen, von einander getrennt. Auch in Betreff dieses Punktes müssen Al.-Nic. Vitzou's Darstellungen doch als etwas mangelhaft bezeichnet werden, da er die Muskelfasern unmittelbar am Epithel endigen und sich ansetzen lässt[1]). Ich bin nicht sicher, ob diese Sehnen chitinös sind und so wohl als eine Abscheidung der Matrixzellen anzusehen wären, oder ob es bindegewebige Stränge sind, die sich nur zwischen jene Zellen einschieben. Das Letztere scheint mir allerdings das Wahrscheinlichere zu sein, weil sich erstens diese Stränge mit Carmin lebhaft roth färben, was unter den gleichen Verhältnissen die chitinösen Gebilde nicht thun, und weil sie ferner theilweise direkt in das zellig-faserige Bindegewebe des Wulstinneren übergehen (Fig. 1). Namentlich bei Scyllarus, wo die Retraktoren eine grosse Ausbildung erlangen, sind auch jene Sehnenfasern reichlich vertreten, und hier und da nehmen sie fast die ganze Breite einer Epithelzelle ein, um sich nach oben hin in Form eines Dreiecks unter mannichfacher Verästelung noch mehr zu verbreiten, auf welche Weise eine möglichst grosse Ansatzfläche an der Basis der Cuticula gewonnen wird (Fig. 1). Zuweilen sieht man sogar auch Muskelstämmchen bis nahe an die Cuticula herantreten, wie bei Astacus und Scyllarus. Sonst setzen sich diese erst an der Basis des Epithels an ihre Sehnen in Form feiner Fibrillen an, um sich allmählich nach der Peripherie hin zu vereinigen und auf diese Weise kräftige Muskelstämme zu bilden (Fig. 1). Diese verlaufen jedoch nicht in senkrechter Richtung, welche mit der des Mikrotommessers übereinstimmt, sondern, wenn sie ihren Ursprung an der Basis eines Wulstes in der Nähe der Ringmuskulatur nehmen, so steigen sie schräge im Darm nach derselben Richtung hin auf, bis sie unter mannichfaltiger Verzweigung ihren Ansatzpunkt erreichen. Ihre Zugwirkung zerlegt sich also in

1) l. c. Tafel XXVII, Fig. 29, 30; Taf. XXVIII, Fig. 37 etc.

zwei Componenten, deren eine längs des Darmes und deren andere in der Richtung seines Radius nach aussen wirkt, so dass wir hier die Vereinigung einer Längsmuskulatur und eines Retraktorensystems erblicken. Auf diese Weise wird zu gleicher Zeit an irgend einem Punkte des Darmes sein Lumen verengert oder erweitert, während er dementsprechend verlängert oder verkürzt wird, je nachdem diese Muskulatur ruht oder arbeitet; so dass also derartig eine Weiterbeförderung des Darminhalts nach dem After zu erzielt wird. Man sieht daher in den Querschnitten immer nur einzelne Strecken von Muskelfasern, welche gerade vom Messer getroffen sind, kann aber ihren weiteren Verlauf an voraufgehenden oder nachfolgenden Schnitten studiren. Nur muss man auch wirklich genau senkrecht geschnitten haben, um nicht etwa durch das falsche Bild eines Schrägschnittes irre geführt zu werden.

Ausser diesem Muskelsystem mögen aber auch noch selbständige Längsmuskeln vorhanden sein, namentlich da, wo die Wülste nur flach und niedrig sind und nicht besonderer Zurückzieher bedürfen, wie bei Paguristes. Auch bei Maja, wo man fast gar keine Sehnen zwischen den Epithelzellen sieht, sind solche Längsmuskeln in überwiegender Menge anzutreffen. Sie finden sich in stärkeren Stämmen an der Basis jedes Wulstes, so bei Astacus und Palinurus, kommen aber auch als schwächere Stämme zwischen den übrigen Muskelfasern zerstreut vor. Bei Maja sind sie zu mächtigen Bündeln vereinigt und sind theils schon dicht unter dem Epithel, theils zwischen dem Speicheldrüsen, nicht aber weiter nach aussen anzutreffen. Auch bei Astacus kann man nicht eine solche Vereinigung von Bündeln an der Basis des Wulstes erkennen, während bei Scyllarus und Palinurus die einzelnen Bündel durch grössere oder kleinere von Bindegewebe erfüllte Zwischenräume von einander getrennt gehalten werden. — Besondere von diesem Bindegewebe verschiedene Hüllen, ein Sarcolemm, vermag ich an diesen Muskeln nicht zu unterscheiden, doch pflegen sie von engmaschigen Fasern umzogen zu werden. Bei Maja allerdings zeigen sich an der Peripherie des Muskelcomplexes längliche sich intensiv färbende Kerne, welche auch der Peripherie der Speicheldrüsen eigen sind (Fig. 11). Ihr Aussehen ist ein ganz anderes als das der Bindegewebskerne und deutet darauf hin, dass sie einer besondern Membran oder Hüllschicht angehören.

Dort wo ein grösserer Wulst mit einem um vieles kleineren

abwechselt, kann man finden, dass die Längs- und Quermuskulatur nur dem ersteren eigenthümlich ist. Dies wird leicht erklärlich, wenn man bedenkt, dass dort erstens mehr Raum für dieselbe zur Verfügung steht und dass zweitens diese kleineren Wülste nicht zurückgezogen zu werden brauchen, um eine Erweiterung der Darmlichtung zu ermöglichen. Auch sind diese Nebenwülste oft so klein, dass ihr Matrixepithel fast die äussere Ringmuskulatur berührt, so dass es kaum zur Entwickelung einer bindegewebigen Schicht kommt. In diesen Fällen können die zwischen die Epithelzellen sich einschiebenden Sehnen oder Fasern entweder gänzlich fehlen, oder sie treten doch nur vereinzelt auf und werden um so spärlicher, je näher das Epithel der peripherischen Muskulatur rückt (Scyllarus).

Wie Max Braun (l. c.) fand, liegen eingebettet in dem Bindegewebe des Oesophagus drüsige Gebilde, welche er als Speicheldrüsen bezeichnete. Dieser Entdeckung hat Al.-Nic. Vitzou noch eine andere ebenso interessante hinzugefügt, nämlich die gleichartiger Drüsen in dem Enddarme mehrerer Decapoden, nämlich des Palinurus u. s. w. Ja er behauptet sogar, dass man sie im Enddarme „aller Decapoden ohne Ausnahme“[1] constatiren könne, eine Behauptung, welche aber in dieser Allgemeinheit durchaus unhaltbar ist und schon in den von Vitzou gelieferten Abbildungen keine Unterstützung findet[2]. Wie ich mich überzeugt habe, fehlen diese Drüsen völlig im Enddarm von Astacus und Scyllarus und sind auch bei Palinurus ganz spärlich vorhanden. Sehr reichlich trifft man sie dagegen bei Maja an und auch bei Paguristes glaube ich sie in grosser Menge zu sehen. Sie liegen bei Palinurus nur in einem kleinen Wulste oder doch in der Nähe des Winkels, welchen der kleine Wulst mit einem grösseren bildet. Bei Maja dagegen können sie fast die ganze Dicke der Darmwandung einnehmen, indem sie schon dicht unter der Matrix erscheinen und sich bis weit nach aussen erstrecken. Auch bei Paguristes füllen sie einen grossen Theil des flachen Wulstes aus, wobei sie sich namentlich in dessen Peripherie ausbreiten.

In den Schnitten, welche durch den Enddarm von Palinurus gelegt werden, bemerkt man entweder gar keine Drüsen oder nur einen einzelnen Acinus an obengenannter Stelle (Fig. 9). Wenn

1) l. c. p. 523.

2) Vergl. l. c. Taf. XXVI, Fig. 25, Taf. XXVIII, Fig. 36.

ich daher meine Präparate mit der Zeichnung Al.-Nic. Vitzou's vergleiche, so wird mir diese letztere (l. c. Taf. XXV, Fig. 16) nicht verständlich, da er drei grosse Drüsencomplexe in die gleichmässig dicke Darmwandung jenes Thieres verlegt, was ich an keiner Stelle des Enddarms sehen kann. Sollte hier jenem Autor nicht vielleicht ein Irrthum unterlaufen sein? Bei Maja hingegen, wo Vitzou sie merkwürdigerweise gar nicht abbildet, liegen stets grössere oder kleinere Gruppen von Acinis zusammen (Fig. 11), was auch bei Paguristes der Fall ist. Die einzelnen Acini sind dort nur durch Bindegewebsfasern von einander getrennt, scheinen, wie schon oben erwähnt, aber auch noch jeder für sich eine besondere Membran, eine tunica propria etwa zu besitzen, der jene länglichen stark tingirten Kerne angehören dürften. Dass sich endlich zwischen diese Drüsen auch Muskelbündel einschieben können, ist schon oben gesagt worden.

Welcherlei nervöse Apparate im Enddarme liegen, habe ich nicht ermittelt, ich gehe daher zu dem letzten seiner Bestandtheile über, nämlich zu der Bindesubstanz.

Der ganze übrige Raum des Wulstes, vom Epithel an bis zur äusseren Ringmuskelschicht hin, wird von einer Substanz erfüllt, welche als zellig-faseriges Bindegewebe bezeichnet werden möge. Dieses erscheint bald in lockerer, bald in festerer Form und lässt in ersterem Falle oft grosse Hohlräume entstehen, welche mit einer gleichmässig feinkörnigen, sich mit Carmin leicht tingirenden Masse ausgefüllt sind (Fig. 1, 9, 11). Ferner enthält diese Masse, welche stets bei Maja, Scyllarus und Palinurus anzutreffen ist und nur beim Flusskrebs vermisst wurde, spärliche freie mit einem grossen Kern versehene Zellen und muss daher wohl als Blutflüssigkeit angesehen werden, so dass die Räume, in welchen sich dieselbe befindet, Lacunen vorstellen. Zwar gewahrt man häufig, so bei Maja, im Darmlumen an denselben Querschnitten eine ganz ähnliche feinkörnige Masse und man könnte demzufolge der Vermuthung Raum geben, dass diese letztere in jene Lacunen hinein auf dem Wege der Resorption gewandert sei, da sie ganz den Eindruck von geronnenem Eiweiss oder Pepton macht. Die Einwände jedoch, welche sich gegen jene Vermuthung erheben, müssen sie zum Schweigen bringen. Denn um in jene Lacunen zu gelangen, müsste dieser Chymus doch entweder die Matrixzellen selbst oder zwischen ihnen befindliche Lücken durchwandern,

müsste also auch dort in derselben Form anzutreffen sein, was jedoch nicht der Fall ist. Ferner treten doch sehr deutliche Färbungsunterschiede namentlich bei Scyllarus unter Anwendung der Doppelfärbung auf, indem sich nämlich bei gleicher Behandlung und in dem gleichen Präparat das Darmcoagulum mit Hämatoxylin blau, das Lacunencoagulum dagegen roth mit Carmin färbt. Auch ist das erstere oft grobkörniger als das letztere, und schliesslich trifft man ausserhalb des Darmkanals, entweder in seiner Wandung (Fig. 1) oder sonstwie zufällig im Präparate an anderer Stelle ganz unzweifelhafte Blutgefässe, welche genau dasselbe Coagulum wie jene Lacunen führen. Und dieses verhält sich in genau derselben Weise gegen Carmin, enthält auch die gleichen freien Zellen, so dass es demnach kaum noch zweifelhaft bleiben dürfte, dass jene Lacunen mit dem Blutgefässsystem im engsten Zusammenhange stehen. Es sei übrigens an dieser Stelle bemerkt, dass die Blutgefässe selbst nie innerhalb der Ringmuskulatur im Darme aufgefunden werden, wohl aber ausserhalb derselben (Fig. 1).

Ob beim Flusskrebs diese Lacunen im Enddarm gänzlich fehlen oder mir nur in Folge irgend welcher Umstände unsichtbar geblieben sind, — vielleicht weil das Blut desselben eine andere Zusammensetzung als das der Seekrebse besitzt, — bleibe unentschieden [1]), bei Scyllarus sind sie aber auch nur spärlich vorhanden und erstrecken sich nicht tief in den Wulst hinein. Um vieles mächtiger dagegen sind sie bei Maja und vor allem bei Palinurus, wo sie sich bis dicht an das Epithel hinziehen. Auch sind sie in diesen Fällen von beträchtlicher Ausdehnung, haben eine eckige Form und senden nach allen Seiten hin Ausläufer aus, welche mit denen anderer Lacunen in Verbindung treten Bei Palinurus enthalten auch die kleinen Wülste solche Lacunen.

Das zellig-faserige Bindegewebe, dessen Textur weiter unten noch Berücksichtigung finden soll, wird nach aussen hin von einer continuirlichen Ringmuskulatur begrenzt, welche eine feste Vereinigung der einzelnen Darmwülste bewerkstelligt. Sie ist sehr schmächtig bei Scyllarus, kräftiger und in mehreren Lagen dagegen vorhanden bei Palinurus und Astacus.

Die äussere Umhüllung dieser Muscularis und mithin die

1) Nachträgliche Bemerk.: Lässt man einen Blutstropfen vom Flusskrebs auf dem Objektträger eintrocknen, um ihn dann wie oben angegeben zu färben, so sieht er genau wie jene Coagula aus.

Umhüllung des ganzen Enddarms besteht schliesslich wieder aus einem Bindegewebe, welches sich aber von dem des Wulstinnern wesentlich unterscheidet. Denn es ist bedeutend fester, besteht aus dicht verwebten Fasern und lässt eine zellige Struktur nicht erkennen, enthält aber zahlreiche rundliche oder längliche (Fig. 8) Kerne. In dieses Gewebe sind häufig Blutgefässe eingelagert, die jedenfalls zur Speisung der oben besprochenen Lakunen dienen, deren Inhalt ja mit dem dieser Gefässe, wie schon ausgeführt, völlig übereinstimmt. Eine mehr rundliche Form und das Vorhandensein einer membranösen Wand unterscheidet beiderlei Räume von einander (Fig. 1). Im Umkreise eines solchen Gefässes kann das Gewebe auch lockerer und von zelligem Bau sein, so dass es mit dem des Wulstes übereinstimmt.

Innerhalb der äusseren wie wohl auch der inneren Bindesubstanz kann es auch zur Ablagerung von Pigmentkörnern kommen, z. B. bei Maja. Wenigstens glaube ich, dass Gruppen von zusammengehäuften gelbbraunen starklichtbrechenden und sich nicht tingirenden Körnchen als etwas derartiges anzusehen sind.

Der Mitteldarm. Verfolgt man den Darmtraktus von hinten nach vorne, so kommt man schliesslich zu der Stelle, wo der Enddarm in den Mitteldarm übergeht, eine Stelle, welche sich äusserlich eigentlich nur dadurch kenntlich macht, dass der Umfang des Darmkanals plötzlich um ein Geringes kleiner wird. Und schneidet man den Darm auf, so sieht man im Inneren auch nur, dass die Wülste des Enddarms hier endigen und dass nun die Oberfläche eben und glatt erscheint. Höchstens lässt sie eine feine Runzelung und bei Maja wenigstens eine feine gleichmässige Punktirung erkennen, welche der Ausdruck des Mitteldarmepithels ist. — Auch mit Hülfe des Mikroskops überzeugt man sich, dass der Uebergang des einen Darmabschnitts in den anderen sich in höchst einfacher Weise vollzieht (Fig. 3). Die sechs Wülste endigen bei Astacus nicht in derselben Höhe, d. h. nicht in derselben Kreislinie, die senkrecht zur Längsaxe des Darmes gelegt wird. Daher kommt es denn, dass man in einem solchen Schnitt sowohl einen Theil des Enddarms wie auch des Mitteldarms trifft. Und vergleicht man eine Reihe von Schnitten mit einander, so findet man, dass sich zuerst an der Basis eines oder zweier Wülste das Mitteldarmepithel einschiebt, dass dann weiter nach vorn diese Wülste verschwinden und schliesslich auch die übrigen jenem Epi-

thel den Platz räumen, bis dann das letztere das Darmlumen allein auskleidet (Fig. 14). Hiermit gehen jedoch noch andere bemerkenswerthe Veränderungen der Gewebe der Darmwandung vor sich, wie sich in Folgendem erweisen wird.

Die innerste Lage der den Mitteldarm zusammensetzenden Gewebe wird von einem hohen Cylinderepithel gebildet, welches, entodermalen Ursprungs, eine sekretorische Funktion hat. Natürlich lässt es die dicke Chitincuticula vermissen, trägt aber als Ueberzug einen Härchen- oder Borstensaum (Fig. 13, 27, 29, 30), Eigenthümlichkeiten, auf welche später noch einzugehen sein wird. Dieses Epithel wird getragen von einer dicken, deutlich doppelt conturirten sehr starklichtbrechenden Membran, der Tunica propria oder basement membrane, auch Stützmembran genannt. Sie scheint bei den Decapoden nur dem Mitteldarm und seinen Anhängen anzugehören, da ich ihrer weder am End- noch Vorderdarm ansichtig werden kann. Bei andern Arthropoden z. B. den Insekten ist sie jedoch auch diesen Darmabschnitten eigen[1]). Im Querschnitt bildet sie meist eine wellige, häufig mit zahlreichen Zacken und Falten in das Epithel vorspringende Linie. Auch scheint sie bei Seekrebsen, wie etwa bei Dromia, aus mehreren Lagen zu bestehen (Fig. 30), welche theils eng aneinandergelagert sind, theils spaltenartige Zwischenräume zwischen sich frei lassen.

Nach aussen folgt dieser Tunica propria eine Ringmuskellage, welche am Mitteldarm selbst kräftig ist und aus mehreren Lagen besteht, an seinen Anhängen jedoch stark reducirt ist und wohl auch verschwinden kann. Sie wird schliesslich von einer Bindegewebslage begrenzt, welche entweder, wie die der Enddarmwülste zellig-faserig ist oder auch nur aus eng verschlungenen Fasern besteht, in welche Kerne eingelagert sind.

Complicirter als es beim Enddarm der Fall ist, vollzieht sich der Uebergang des Mitteldarms in den Vorderdarm. — Verfolgt man die Querschnitte des ersteren nach vorne hin z. B. bei Astacus, so kommt man schliesslich zu der Stelle, wo sich die dorsale Tasche nach vorne aussackt (Fig. 4). Hier trifft man zugleich die Ausläufer des Magengerüstes an, nämlich an der Basis den mittleren Grath, zu beiden Seiten, nicht mehr mit der

1) Vgl. u. A. Ueber Bau und Thätigkeit des Verdauungskanals der Larve des Tenebrio molitor etc. — Berliner Entom. Zeitschrift. 1882, Bd. 26.

Darmwand verwachsen, also frei endigend die beiden seitlichen Pylorusklappen [1]), und in der Mitte, den Speiseballen umschliessend, die mittlere Pylorusklappe, welche aber entgegen der Darstellung Huxley's mehr die Form eines Rohres als die eines Klappendeckels hat. Die Epithelauskleidung des Ganzen ist hier noch völlig die des Mitteldarms; die einzelnen ebengenannten Vorsprünge sind dagegen chitinös und enthalten im Inneren das Hypodermislager. Die obere Seite der mittleren Klappe hat gleichfalls Mitteldarmepithel, welches von dem chitinösen Theile durch Bindegewebslagerungen getrennt ist.

An der Einmündungsstelle der sog. Leberschläuche ist die Grenze beider Darmabschnitte. Der mittlere Grath (verg. Huxley l. c. Fig. 10) ist nach hinten gekrümmt, so dass von ihm ein oberer und ein unterer Theil in den Schnitt (Fig. 5) fallen, deren ersterer Theil mit zwei seitlichen Klappen versehen ist, die sich an die beiden seitlichen Pylorusklappen anlegen können. Dies hat jedenfalls den Zweck, ein Rückstauen des Drüsensekrets zu verhindern, indem durch den Klappenschluss einem Eindringen des Speisebreies in die Ausführungsgänge vorgebeugt wird. Die beiden seitlichen Pylorusklappen, die eigentlich nicht Klappen sondern eher wohl Wülste oder Kissen genannt werden sollten [2]), sind hier hinten immer noch winzig, doch sieht man schon jetzt, dass sie nach vorne hin an Volumen zunehmen. Die vorn fast ebenso wie mehr am Ende gestaltete mittlere Pylorusklappe hingegen wird nun kleiner, um bald darauf, etwas weiter nach vorne, zu verschwinden. Da der klappenartig wirkende mittlere Grath nicht weit nach hinten reicht, sondern mitten an den Ausführungsgängen abbricht und also dann nicht mehr einen Abschluss des Darmes gegen dieselben bewirken kann, so scheint mir, dass an seine Stelle nun die mittlere Klappe tritt, welche in röhrenförmiger Gestalt die Speise umhüllend abschliesst und ferner unten ein Paar Klappen besitzt, durch welche das Drüsensekret eintreten kann. In diesem Querschnitt ist das Mitteldarmepithel schon sehr beschränkt. Oben sieht man die hier sehr breite Darmtasche, welche durch oben genanntes Bindegewebe von der Hypodermis und deren Cuticula geschieden wird, welch' letztere an dieser Stelle fast das ganze Darmrohr auskleidet.

---

1) Die Bezeichnungen sind die von Huxley (l. c. p. 49, Fig. 10) angenommenen.

2) Th. H. Huxley, Der Krebs, l. c. p. 49, Fig. 10 v^2.

Gehen wir noch weiter nach vorn (Fig. 6), so finden wir innerhalb des Darmrohres selbst kein Mitteldarmepithel mehr, und nur noch ein Rest desselben wird oben als jene Darmtasche sichtbar. Der mittlere Grath auf dem Boden des Darmes ist hier noch breit, besteht aber aus einem compakten Körper. Die beiden seitlichen Pylorusklappen sind hier zu zwei mächtigen Kissen herangewachsen; die mittlere Klappe dagegen hat ihr Ende schon erreicht.

Die Chitinbekleidung des Darmrohrs ist eine sehr kräftige und starke Borsten finden sich namentlich an der oberen Wandung. Von der Hypodermis nach aussen dient als Ausfüllung der wulstigen Theile dasselbe zellig-faserige Bindegewebe, das wir auch im Enddarme angetroffen haben. Auch hier enthält es einzelne Muskelzüge. — In Fig. 7 sieht man schliesslich das Ende der dorsalen Darmtasche, die Ansatzstelle und den Beginn der beiden sog. seitlichen Pylorusklappen, sowie unten den nach vorn spitz auslaufenden Grath, welcher hier mit scharfzahnigen Chitinleisten bewaffnet ist.

Da ich keine ausführliche Darlegung dieser Verhältnisse geben, sondern nur den Uebergang des Mitteldarms in den Vorderdarm verfolgen wollte, so möge diese knappe Besprechung eines einzelnen Falles hier genügen. Bei den übrigen Decapoden finden sich auch ganz ähnliche Einrichtungen, deren Verbreitung ja bei andern Crustaceen gleichfalls schon nachgewiesen ist[1]). Schliesslich lag mir daran, festzustellen, dass auch in den vorderen Theilen des Darmtraktus dieselben Gewebselemente wie im Enddarm anzutreffen sind. Auf diese soll nun genauer eingegangen werden.

Die Gewebe des Darmkanals.

Aus der in Obigem gegebenen Darstellung wird ersichtlich, dass wir es hier hauptsächlich mit folgenden Geweben zu thun haben:

---

1) Vergl. C. Claus, Der Organismus der Phronimiden. Arbeiten aus dem Zoolog. Institut der Univ. Wien, II, 1879. Taf. IV, Fig. 27. — Könnte übrigens die von Claus als „dorsaler Leberschlauch" bezeichnete Ausstülpung des Magen-(Mittel-)darms nicht besser den dorsalen Anhangsdrüsen der Decapoden homolog gesetzt werden? — Vergl. ferner P. Mayer, Die Caprelliden des Golfs von Neapel etc. Monographie. Leipzig 1882. Taf. 8. Fig. 5.

1) Mit dem Bindegewebe, welches in drei Gruppen zu spalten ist, nämlich in das zellig-faserige, in das faserige und schliesslich in das lamellöse oder elastische.

2) Mit dem Muskelgewebe,

und 3) Mit dem Epithelgewebe, welches in drei Formen auftritt, nämlich als das der Matrix oder Hypodermis, als das des Mitteldarms und seiner Anhänge und schliesslich als das der Intestinal-(Speichel-) drüsen des Vorder- und Enddarms.

Der Vollständigkeit halber ist hier noch anzureihen das nervöse Gewebe, über welches Max Braun s. Z. Mittheilung gemacht, hat und die Blutflüssigkeit.

1) Das Bindegewebe.

In histologischer Hinsicht, nehmen die Arthropoden insofern im Thierreiche eine besondere Stellung ein, als bei ihnen den Bindesubstanzen nur wenig Raum zur Entwicklung gegönnt ist. Alles bei ihnen ist Muskel und Chitingerüst, welch' letzteres als Stütze und Hebelarm der Muskulatur nicht wie die zu gleichem Zwecke dienenden Knochen der Wirbelthiere aus Bindegewebe hervorgeht, sondern das Ausscheidungsprodukt eines Epithels ist, wie ja schon Leydig, Häckel u. A. vor langen Jahren bewiesen haben und wie Vitzou, dem die grundlegende Untersuchung (l. c.) des Letzteren ganz unbekannt geblieben zu sein scheint, sich noch einmal zu beweisen bemüht. So kommt es, dass unsere Kenntnisse von den Bindesubstanzen der Arthropoden immer noch recht spärliche sind, während die der Mollusken, wo sie ja eine ungemein grosse Verbreitung und Differenzirung erlangt haben, schon viel eingehender erforscht sind. Hier dient dieses Gewebe, wie seine Benennung es ja treffend ausdrückt, zur innigen Verbindung der Organcomplexe und ihrer einzelnen Theile unter sich, denen sonst doch, namentlich bei den Nacktschnecken, wegen des gänzlichen Mangels eines festen Gerüstes jeder Halt genommen wäre. Einen solchen Halt finden die Arthropoden aber in ihrem Chitinmantel, welcher morphologisch zwar als ein Epithelproduct anzusehen ist, den man aber wegen dieser seiner Funktion den bindegewebigen Stützen der Wirbelthiere, Mollusken etc. an die Seite stellen könnte, wie man das früher auch that, unbekannt mit der Herkunft und Entstehung der Chitincuticula.

So verliert bei den Arthropoden die Bindesubstanz ihre Be-

deutung als Stützgewebe, indem sie dann nur noch in derjenigen Bedeutung Verwendung findet, welcher sie ihren Namen verdankt. Aber auch diese Verwendung ist meist nur eine sehr beschränkte und kann bei Weitem nicht mit derjenigen bei den Mollusken wetteifern, denn bei diesen sind im Allgemeinen die Organsysteme vielfach in einander verschlungen und verwickelt, und sie bedürfen, um in ihrer Lage gehalten zu werden, der Ausbildung eines reichlichen Bindegewebes, Umstände, welche bei den Arthropoden sich nicht im entferntesten so in den Vordergrund stellen. Im Besonderen kann sich dies auf den Darmkanal beziehen, welcher bei den Gliederthieren nur eine geringe Anlage zur Bildung von Schlingen besitzt und sogar bei den Crustaceen einen völlig gestreckten Verlauf nimmt. Ausserdem ist er wegen seiner gesicherten Lage innerhalb eines festen Körpers nicht der Gefahr ausgesetzt, grössere Verschiebungen und Zerrungen zu erleiden, aus welchem Grunde nicht erst reichliche und starke Befestigungsbänder für ihn erforderlich sind. Nur sein anatomischer Bau selber, die starke Muskulatur, welche ihm seine Aktion verleiht, bedarf des vermittelnden Gliedes, und so erklärt es sich, dass bei den Decapoden wenigstens der Darmkanal noch der günstigste Ort für die Ausbildung von Bindesubstanzen ist und dass diese, worauf es uns hier zunächst ankommt, nirgends besser als hier studirt werden können. Je nach dem Zwecke, welchem sie dienen sollen, ist die Struktur dieser Substanzen eine verschiedene, aber es lassen sich zwischen den verschiedenen Formen zum Theil doch Uebergänge und Zwischenglieder erkennen, so dass deren Eintheilung in drei, ja eigentlich nur in zwei Categorien gerechtfertigt erscheinen dürfte.

Die erste Categorie möchte ich als das zellig-faserige Bindegewebe bezeichnen, wie man es in seiner reinsten Form am Mitteldarm von Maja, und weiterhin, unter Verwischung seines ursprünglichen Charakters, am Enddarm dieses Thieres und am End- und Mitteldarm der übrigen Decapoden antrifft.

Al.-Nic. Vitzou (l. c.) spricht an mehreren Stellen davon, dass dies Bindegewebe aus rundlichen Zellen bestehe, zwischen denen Fasern verlaufen. Diese Bezeichnung entspricht der Wirklichkeit, aber Vitzou's Abbildungen lassen dies nicht erkennen, indem er einmal (l. c. Taf. XXVIII, Fig. 36, 37 etc.) nur Zellen, ein andermal (l. c. Taf. XXV, Fig. 14, 16) nur gekernte Fasern

wiedergibt oder sogar in demselben Schnittbilde stellenweise Complexe von Zellen resp. Complexe von solchen Fasern zeichnet (l. c. Taf. XXV, Fig. 15). An anderer Stelle schliesslich (Taf. XXIV, Fig. 7) sind die Verhältnisse schon richtiger angegeben, doch lässt jener Autor auch den Fasern eigene sehr kleine Kerne zukommen, womit eine scharfe Grenze zwischen den rundlichen Bindegewebszellen und diesen Fasern gezogen wird, eine Grenze, welche mir nicht zu existiren scheint.

Vergebens habe ich mich bei der Betrachtung des Enddarms von Maja und Astacus bemüht, die rein zellige Form des Bindegewebes aufzufinden, welche die entsprechenden Abbildungen Vitzou's zur Schau tragen; dagegen kann man häufig, so bei Maja, Palinurus und Astacus Stellen finden, in denen dieses Gewebe nur noch aus Fasern besteht. Diese letzteren gehen nämlich, und das möchte ich im Folgenden zeigen, aus den Zellen hervor, und können schliesslich unter gänzlicher Veränderung dieser letzteren einzig und allein übrig bleiben, indem aber der gleichfalls übrigbleibende ganz unveränderte Kern uns stets an ihre Herkunft gemahnt. So entsteht aus dem faserig-zelligen schliesslich ein faserig-maschiges Gewebe.

Diejenige Form, welche die ursprünglichste sein dürfte, tritt uns z. B. am Mitteldarm und dessen Anhängen von Maja entgegen. Mit starken Linsen (Oelimmersion $^1/_{24}$) sieht man hier Stränge von Zellen, welche sich untereinander zu einem weitläufigen Maschenwerk vereinigen (Fig. 10). Die einzelnen Zellen sind länglich, rundlich oder abgestumpft-eckig, je nach ihrer Lage. Im Centrum enthalten sie je einen rundlichen oder öfter auch länglichen Kern, dessen Chromatingerüst sich sehr gut erhalten und mit Hämatoxylin lebhaft tingirt zeigt. Ob echte Kernkörperchen vorhanden sind, vermag ich nicht zu entscheiden, da die meist vorhandenen Anschwellungen im Kerngerüst auch klumpige Deformationen des letzteren sein könnten. Der übrige Theil des Kerns sieht hell aus und ist ungefärbt, und da das Gerüst nicht sehr engmaschig ist, so sehen die gefärbten Kerne im Ganzen auch hell aus. — Die Zellsubstanz[1]) lässt sich als ein sehr feines Netz-

1) Ueber den vermeintlichen von Claude Bernard, Vitzou und Barfurth behaupteten Glycogengehalt derartiger Zellen, hoffe ich bei anderer Gelegenheit Mittheilungen machen zu können.

werk erkennen, dessen zarte Fädchen nur wenig Farbstoff aufzunehmen im Stande sind. Die Knotenpunkte treten als stärker lichtbrechende Körnchen hervor, und das Ganze macht daher einen sehr hellen, bei schwächerer Vergrösserung fein granulirt erscheinenden Eindruck.

Die einzelnen so gestalteten Zellen stossen nun nicht unmittelbar aneinander, sondern sind durch eine dicke Umgürtung mit feinen Fasern von einander geschieden. Diese Fasern sind wellig geschwungen, scheinen sich auch vielfach zu verästeln und mit einander zu anastomosiren. Sie liegen locker neben einander und lassen in ihren feinen Zwischenräumen noch eine schwächer lichtbrechende homogene Substanz erkennen, welche namentlich in nächster Nähe der Zelle selbst von Deutlichkeit ist. Man kann auch an diesen Fasern eine gewisse concentrische Schichtung oder Aneinanderlagerung wahrnehmen, so dass die Umgürtung der Zellen eine annähernd gleich starke ist; und nur da, wo die Zellen nicht aneinanderstossen, sondern Zwischenräume frei lassen, sowie an den meist abgerundeten Ecken der Zellen kann die Faserschicht eine dickere sein, verliert aber hier an Dichtigkeit, indem sie lockerer wird und zahlreichen sich abspaltenden oder ablösenden Fäserchen freies Spiel lässt. Irgendwelche selbständige Kerne sind diesen Fasersystemen aber nicht eigenthümlich, so dass man sich nach meiner Ueberzeugung zu der einfachsten Erklärung gedrungen fühlt, dass sie Abkömmlinge jener grossen Zellen sind, welche sie umziehen. Als Interzellularsubstanz sind sie das Produkt dieser Zellen.

Ist das Gewebe locker, so enthält es reichliche Hohlräume und Spalten, welche zur Aufnahme der Körpersäfte dienen; denn dass es hier zur Ausbildung wirklicher Blutlakunen kommt, ist schon oben gezeigt worden. In vorliegendem Präparate (Fig. 10) ist von geronnenem Blut zwar nichts zu sehen, wahrscheinlich in Folge der Behandlung des Gewebes; dagegen sind zahlreiche freie Zellen vorhanden, unzweifelhafte Blutzellen. Sie erscheinen rundlich (wie auch in den übrigen Präparaten von anderen Decapoden) und enthalten einen grossen stets annähernd kugeligen Kern. Letzterer ist etwas kleiner als derjenige der Bindegewebszellen, die Blutzellen sind meist kleiner als diese, aber unter sich in der Grösse übereinstimmend. Die Kerne der ersteren Zellen enthalten ein sehr dichtes Gerüst, welches sich schön markirt, und machen

daher mit Hämatoxylinfärbung einen dunkleren Eindruck als die Bindegewebskerne. Die Zellsubstanz der Blutkörperchen ist gleichfalls wie die des Bindegewebes feinmaschig, doch sind die Fäden viel dicker, so dass der Schnitt durch eine solche Zelle weniger den Eindruck eines Netzwerkes als den eines Siebes macht, in welchem der Abstand zweier Löcher von einander etwa gleich dem Radius jedes Loches ist.

Nur selten begegnet man dem Bindegewebe in dieser so einfachen und leichtverständlichen Form. Die grossen Zellen mit ihrem so äusserst zarten Inhalt und mit der doch immerhin dünnen Umhüllung mittelst der Fibrillen mögen eine zu geringe Festigkeit dem Gewebe verleihen, zumal dasselbe ja noch von Hohlräumen durchsetzt ist. Es findet sich daher nicht an Orten, wo eine stärkere Muskulatur eines festeren Ansatzpunktes bedarf, und da eine solche Muskulatur, wie wir gesehen haben, dem Mitteldarmkomplex fehlt, so genügt es hier zur einfachen Umkleidung recht wohl.

Den Fibrillen wird man die Eigenschaft zugestehen müssen, eine gewisse Festigkeit zu besitzen, eine grössere als die Zellen. Soll daher das Gewebe an Festigkeit gewinnen, so kann dies einfach durch Vermehrung der ersteren geschehen. Dies ist in der That der Fall, doch mit dem Unterschiede, dass bei diesem Process die Zelle entweder als solche noch unverändert bestehen bleibt, oder dass sie schliesslich ihren Charakter völlig verliert. Allerdings ist in der Regel dieser Unterschied kein so bedeutender, da sich Uebergangsformen zwischen beiden Extremen nachweisen lassen und sie alle vermischt neben einander bestehen können.

Gut erkennbaren Zellen mit starken Fibrillenschichten begegnet man hier und da, so in den Enddarmwülsten von Astacus und Scyllarus (Fig. 1 und 8). Weiterhin aber trifft man, namentlich bei Scyllarus und Maja, Zellen an, in deren Innerem sich gleichfalls concentrisch geschichtete, feinere Fibrillensysteme erkennen lassen (Fig. 11 oben, Fig. 1), so dass oft nur noch ein schmaler Hof um den Kern bestehen bleibt und dass auch dieser Hof schliesslich noch verschwinden kann. Dann ist nur noch der Kern sichtlich, welcher von dicht liegenden concentrischen Fasern umzogen ist, deren äusserste Theile nun mit denjenigen der benachbarten sich vereinigen, wie man dies namentlich bei Scyllarus an der Basis des Wulstes an der Ringmuskulatur schön zu Gesicht

bekommt. Bei Maja fand ich derartige Zellen dicht unter der Hypodermis, seltner weiter nach aussen. Um den Kern herum sind die Fäserchen am feinsten, um dann nach der Peripherie zu an Stärke zuzunehmen. Da die ersten Fasern an der Peripherie der Zelle auftreten, so folgt, dass ihre Vermehrung von hier aus nach innen hin stattfindet und dass die innersten und feinsten zugleich auch die jüngsten sind.

Aber auch dieses dergestalt veränderte Gewebe hat noch nicht den höchsten Grad von Festigkeit erreicht. Denn die den Kern umgebenden Fasern erscheinen feiner und sind lockerer gelagert als die äussern. Auch findet wegen ihrer kreisförmigen Anordnung keine bestimmte Richtungsordnung statt; ihre Zugfestigkeit ist also immer noch eine geringe, da für den Ansatz von Muskelfäden ihre Aneinanderfügung nach einer Richtung nothwendig wird. Dieser Nothwendigkeit wird in der That Genüge gethan, und so sehen wir bei Scyllarus z. B. zwischen den Hypodermiszellen parallelverlaufende Fibrillen, welche an der Basis dieser Zellen fächerförmig auseinanderlaufend oder sich mit benachbarten Bündeln vereinigend in straffer Spannung in die ihnen entgegenstrebenden Muskelfäden übergehen (Fig. 1). Ein ähnliches jetzt verständlicheres Bild zeigt sich bei Astacus, wo sich ein Netzwerk von Fasersträngen herausbildet, in deren Knotenpunkte nun z. Theil die Kerne zu liegen kommen. Auch in der Enddarmwand von Maja findet man immer Stränge von gleichverlaufenden Fasern (Fig. 11), in denen die Kerne in planloser Verworrenheit ihre Herkunft zu verschleiern suchen, was ihnen um so leichter gelingt, als sich zwischen ihnen gerade bei Maja noch viele Blutkörperchen aufhalten, deren Kerne denen des Bindegewebes bei schwächeren Vergrösserungen doch recht ähnlich sehen.

Trotzdem sich nun auf diese Weise die Zellen in Fasern umgestalten, so kann das Gewebe doch noch ein lockeres bleiben, indem noch immer grössere oder kleinere Lücken oder Spalträume dazwischen bestehen bleiben, welche sich ja auch schon da zeigen, wo die Zellen noch die Ueberhand haben (Fig. 10). Solche Spalträume, welche, wie wir gesehen haben, den Werth von Blutlakunen haben, sind namentlich in den Enddarmwülsten von Maja und Palinurus reichlich vertreten (Fig. 1 und 8). Bei Scyllarus scheinen sie jedoch auf den Basaltheil des Wulstes beschränkt zu bleiben.

Verschwinden nun diese Lakunen, und rücken die Fibrillen enge zusammen, so wird natürlich das ganze Gewebe noch dichter und kann dann die Bedeutung einer Membran annehmen. Zwar kann ich nicht den Beweis erbringen, dass dieses nun entstandene rein faserige Bindegewebe wirklich mit dem zellig-faserigen eines Ursprungs ist; verfolgt man aber die verschiedenen Formen dieses letzteren, so lässt sich ein stetiger Uebergang zu dem ersteren kaum verkennen. Auch ist sein ganzes Aussehen, die Gestalt seiner Kerne, die Dicke und Färbbarkeit der Fibrillen u. s. w. ein nicht sonderlich abweichendes. Zwar tritt es auch in einigen Abänderungen auf, besteht aber meist, wie am Enddarm von Astacus und Palinurus, und am Mitteldarm und dessen Aussackungen von Dromia, Maja und Pagurus aus concentrisch-ringförmig (parallel) verlaufenden, dicht gelagerten wellig geschwungenen Fasern, in welche rundliche oder längliche Kerne eingebettet sind (Fig. 8, 9, 12, 28, 30). Es bildet stets die äusserste Umgürtung des Darmtraktus, ist also von dem innern Bindegewebe entweder durch die Ringmuskelschicht und Tunica propria (Mitteldarm) oder durch eins von den beiden (Enddarm, Mitteldarmschläuche) getrennt. Am Mitteldarmcomplex von Maja kommt dieses faserige mit dem ursprünglichen faserig-zelligen Gewebe vor, und hier glaube ich auch einen Uebergang zwischen diesen beiden Formen zu sehen, indem man nämlich oft gehöfte Kerne d. h. solche, welche noch einen Protoplasmarest um sich bewahrt haben, erkennen kann (Fig. 28).

Ein etwas anderes Aussehen hat das äussere Bindegewebe, auch Tunica serosa genannt, schliesslich am Enddarm von Scyllarus (Fig. 1), indem es nämlich aus stark geschwungenen fast parallel laufenden kürzeren Fäserchen zusammengesetzt ist, deren Richtung namentlich nach dem Rande zu eine deutlich radiäre (nicht periphere) ist. Wo in diese Fäserchen Blutgefässe eingefügt sind, sind deren nächste Umhüllungen dagegen mit dem zelligfaserigen Bindegewebe des Wulstinnern übereinstimmend (Fig. 1).

Die letzte Categorie von Bindesubstanzen, welche hier in Betracht kommt, tritt in Form einer Membran auf, welche als Tunica propria zu bezeichnen ist. Sie ist von einer gewissen Dicke und stark lichtbrechend, gleicht also dem gewöhnlichen elastischen Gewebe. Bald nimmt sie keine Tinktion an, bald färbt sie sich kräftig mit Carmin, nicht aber mit Hämatoxylin. Durchbohrungen oder Lücken lassen sich an ihr nicht wahrnehmen, sie bildet viel-

mehr eine völlig geschlossene und wahrscheinlich nur für Flüssigkeiten durchgängige Haut. Und daher wird es erklärlich, warum sie dem Enddarm fehlt, da ja in dessen Lakunen das seine Blutzellen führende Blut einwandern muss. — Selbständige Kerne sind an dieser Tunica propria durchaus nicht aufzufinden. Wie dieselbe also entsteht und wo sie ihren Ursprung nimmt, dürfte daher nur mit Hülfe der Embryologie zu erforschen sein.

Welcher Gestalt schliesslich die Umhüllungen der Intestinal-(Speichel-) drüsen sind, habe ich an der Hand meiner Präparate nicht feststellen können.

2) Das Muskelgewebe.

Das Muskelgewebe des Darmkanals der Decapoden bietet nichts Abweichendes dar. Es besteht wie bei anderen Arthropoden aus quergestreiften Fibrillen, welche im Enddarm eine schöne fächerförmige Verzweigung der Muskelstämme zeigen. — Sie färben sich kräftig mit Carmin, schwächer mit Hämatoxylin.

3) Die Epithelien.

a) Die Intestinaldrüsen (Speicheldrüsen) des Vorder- und Enddarms.

Während Max Braun vollauf berechtigt war, die in der Oesophaguswand liegenden Drüsen als „Speicheldrüsen“ zu bezeichnen, da ja den Decapoden anderweitige Drüsen fehlen, welche man dafür ausgeben könnte, so stiegen Vitzou, als er ganz ebenso gebaute Drüsen auch im Enddarm fand, ernste Bedenken auf, auch diese als Speicheldrüsen anzusehen, und er legte ihnen den viel passenderen Namen „Intestinaldrüsen“ bei[1]). Da nun der anatomische Bau der Oesophagusdrüsen mit denen des Enddarms völlig übereinstimmt, so halte ich eine gleichlautende Benennung für die rathsamste und möchte mich für diejenige Vitzou's entscheiden. Denn erstens ist sie in anatomischer Hinsicht die allgemeinere[2]), und zweitens sind doch unsere Kenntnisse von ihrer

1) l. c. p. 523.

2) Zwar bezeichnet man gewöhnlich im anatomischen Sprachgebrauch den Darmtraktus erst vom Pylorus an als intestinum (Intestinum duodenum, jejunum etc.) Doch wurde von den Alten dieses Wort wohl überhaupt für „Darm“ gebraucht das Gekröse im Unterleib jedoch wurde zur genaueren Bestimmung von Cicero z. B. intestinum medium wie auch intestina genannt.

specifischen Funktion noch so unbestimmte, dass vielleicht sogar für die Drüsen des Oesophagus der Ausdruck „Speicheldrüsen" kein völlig gerechtfertigter ist. Solche Drüsen aber ohne Weiteres auch in den Enddarm verlegen, hiesse zu voreilig sein. Allerdings ist ihre histologische Struktur ganz die, wie wir sie von echten Speicheldrüsen kennen, und sollte es sich bewahrheiten, dass auch das von ihnen gelieferte Sekret ein entsprechendes ist, so würden sie wohl am besten als „intestinale Speicheldrüsen" aufzuführen sein. Doch auch die Drüsen des Pancreas der Wirbelthiere, die Lieberkühn'schen Drüsen u. s. w. haben einen ähnlichen Bau.

Am schönsten sind diese Drüsen bei Maja zu erkennen, in deren Enddarm sie in erstaunlicher Menge angesammelt sind. Sie bilden in der Regel rundliche Acini, von denen mehrere öfter zu einem Conplex vereinigt sind. Jeder Acinus wird von einer Anzahl radiär angeordneter Zellen zusammengesetzt, welche fast bis zum Centrum reichen und im Schnitt annähernd ein gleichschenkliges Dreieck darstellen, und da sich hier etwa acht bis zwölf solcher Zellen zählen lassen, so sind sie alle höher als ihre Basis breit ist (Fig. 11). Ihre Zellsubstanz erscheint bei Maja äusserst spärlich feinkörnig; sie färbt sich daher auch nur sehr schwach, und nur nach dem Centrum des Acinus hin nimmt sie Hämatoxylin, nicht aber Carmin, etwas begieriger auf. Ganz im Gegentheil hierzu sind die Zellen bei Pagurus und Palinurus sehr dicht gekörnt und erhalten ebenfalls nach dem Drüsencentrum hin mit Hämatoxylin eine ungemein kräftige Blaufärbung, während die weniger körnerreiche Basis der Zellen für Carmin empfänglicher ist[1]) (Fig. 9). Die Drüsenzellen von Palinurus wie auch der ganze Acinus sind ferner bedeutend kleiner als die von Maja, wo der Durchmesser des letzteren etwa 90 Mikr. beträgt.

Der Kern dieser Drüsenzellen liegt stets an deren breiter Basis etwa in der Mittellinie. Von rundlicher Gestalt ist er mit deutlichem und dichtem Netzwerk versehen, welches sich mit Hämatoxylin kräftig tingiren lässt (Pagurus). — Andeutungen von

---

Der deutsche Ausdruck „Darm" deckt sich fast mit dem lateinischen, ist aber, wenn auch nicht im gewöhnlichen Leben, so doch in der Wissenschaft auf den ganzen Verdauungskanal übertragen; daher für den Oesophagus die Bezeichnung als „Vorderdarm."

1) Das Gewebe ist mit Sublimat, Alkohol etc. behandelt worden.

Kern- oder Zelltheilungen oder von Ersatzzellen und dergl. habe ich hier nicht wahrnehmen können.

Geht der Schnitt gerade durch den Mittelpunkt des als Kugel gedachten Acinus (grösster Kreis), so kann man die Zellen so treffen, dass sämmtliche Kerne sichtbar sind; bei Tangentialschnitten fallen dieselben aber häufig auf dieser oder jener Seite aus. Im ersteren Falle sieht man immer im Centrum eine Höhlung, den Ausdruck des Sekretionskanals. Wie sich diese Kanäle zu einem gemeinsamen Ausführungsgang vereinigen, habe ich nicht wahrnehmen können. Letzterer ist aber sowohl zwischen den Bindegewebsfasern, wie zwischen den Hypodermiszellen hier und da deutlich zu erkennen, namentlich da, wo er die Cuticula durchbohrt (Maja).

b) Die Hypodermis (Matrix, Chitinogene Membran.)

Sieht man von den Muskeln ab, so ist kaum ein Gewebe der Arthropoden so langdauernd der Gegenstand sorgfältiger Untersuchungen gewesen, wie die das Chitin abscheidende Hypodermis. Dennoch aber glaube ich, dass trotzdem gerade hier noch manche Probleme ihrer Lösung harren. Schon die Form dieses Epithelgewebes bietet so zahlreiche Variationen dar, wie man sie, eine übereinstimmende Funktion desselben vorausgesetzt, gar nicht vermuthen könnte. Die Haut und der Darmkanal der Decapoden zeigen uns die schönsten langgestreckten Cylinderzellen, während an anderen Arten wieder, wo die secernirende Thätigkeit derselben gewiss ebenso wenig schlummert wie dort, kaum eine dünne Lage von schwierig oder wohl gar nicht zu unterscheidenden Zellen vorhanden ist. Häufig wird aber die Frage noch in Erwähnung gezogen werden müssen, ob der Hypodermis nicht noch andere Funktionen zukommen könnten, und ob dadurch nicht könnte ihr Aussehen nnd ihr Bau wesentlich beeinflusst werden. Gehen wir nun zu einem speciellen Fall über, nämlich zu dem Enddarm der Arthropoden, so ist diese Frage eine ungemein nahe liegende, wenn wir uns darüber Klarheit verschaffen wollen, auf welchem Wege die Resorption[1]) der verdauten Speise wohl vor sich gehe, was weiter unten noch erörtert werden soll.

In Betreff des Enddarms der Decapoden kann man füglich erwarten, dass das Hypodermisepithel überall eine ähnliche Funk-

1) Vergl.: Ueber Bau und Thätigkeit des Verdauungskanals der Larve des Tenebrio molitor. l. c.

tion haben werde, und wenn man dann den Rückschluss auf ein ähnliches Aussehen machen will, so wird man sich nicht getäuscht sehen, abgerechnet einige kleine und geringfügige Verschiedenheiten. — Recht hoch und schmal sind die Hypodermiszellen bei Scyllarus (Fig. 1), etwas niedriger bei Maja, Palinurus und Astacus. Bei Pagurus, wo vielleicht schon eine kleine funktionelle Verschiebung eintreten kann, sind sie noch weniger hoch, stellenweise sogar kubisch. — Im ganzen Epithel ist eine Zelle fast wie die andere gestaltet, der Fuss ist so breit wie die Spitze. Bei Scyllarus und auch bei Astacus wird Spitze und Fuss durch die sich eindrängenden Bindegewebsfasern oft verengert. Die Zellsubstanz erscheint bei den Seekrebsen feingranulirt und nimmt nur wenig Farbstoff auf. Bei Scyllarus ist an einigen Stellen auch ein fädiges Gerüst zu erkennen. Stärker färbt sich die Zellsubstanz bei Astacus, namentlich an der Spitze der Zellen, wo auch wohl eine Längsstreifung auftritt (Fig. 8).

Der Kern der Hypodermiszellen ist gross, länglich rund und liegt ungefähr in deren Mitte. Er besitzt bei Scyllarus und Maja ein deutliches aber lockeres Gerüst, so dass er nach Hämatoxylinfärbung hell aussieht.

Hervorgehoben muss schliesslich werden, dass diese Zellen keinerlei Inhaltsbestandtheile erkennen lassen, welche als resorbirte Nahrung zu deuten wären. Wie schon weiter oben erwähnt, sieht man oft im Lumen des Enddarms eine eiweissartige Substanz, wohl Pepton, welche beim Härten des Gewebes coagulirt worden ist und welche Hämatoxylin begierig aufnimmt. Etwas Derartiges ist aber weder in den Hypodermiszellen, noch zwischen ihnen, noch überhaupt innerhalb der Darmwand zu bemerken.

Die Chitinintima ist schon von Haeckel, Braun, Vitzou und Anderen genügend berücksichtigt worden, so dass auf sie nicht weiter eingegangen werden soll.

c) Das Mitteldarmepithel.

Schon oben haben wir gesehen, dass das Epithel des Mitteldarms und seiner Anhänge — von der Mitteldarmdrüse oder „Leber" hier ganz abgesehen — ein völlig übereinstimmendes ist, so dass es in gemeinsamer Fassung hier abgehandelt werden soll. Auch sei hier des Vergleichs wegen noch einmal des entsprechenden Gewebes von Phronima gedacht.

Auf den ersten Blick hin sieht das Epithel des Mitteldarms dem des Enddarms nicht unähnlich, da es gleichfalls aus hohen Cylinderzellen besteht. Nur sind sie in ersterem noch länger gestreckt, wie sie überhaupt absolut viel grösser sind. So beträgt ihre Länge (Höhe) im Darmanhang von Dromia 100 bis 120 μ (Fig. 30) im Mitteldarm von Scyllarus 75 bis 80 μ, im Darmanhang von Pagurus dagegen 120 bis 150 μ und an gleicher Stelle bei Maja und Astacus (Fig. 28 und 13) etwa ebenso viel oder sogar noch mehr. Wie sich im Enddarm Wülste zeigen, so können im Mitteldarm auch kürzere Wülstchen oder Zotten (Papillen) entstehen, zum Theil wohl dadurch, dass bei Contraktion der Ringmuskelschicht die Zellen zusammengepresst werden, und da sie nur in das Lumen hin ausweichen können, sich hier unter solcher Faltenbildung vorschieben. Derartige Veränderungen der Epitheloberfläche brauchen keine regelmässigen zu sein (Fig. 14). Es mag aber ausserdem noch, so in den Darmanhängen, eine bestimmtere Wulstbildung vorhanden sein, da ich nämlich dort bei Pagurus im Querschnitt meist 5, nach dem blinden Ende hin aber stets 4 Erhebungen fand (Fig. 12). Die Folge dieser Wulst- und Zottenbildung nun ist, dass die Epithelzellen nicht dieselbe Höhe und Breite haben, da sie alle nach unten hin meist bis zur tunica propria reichen. Das Volumen der Zellen bleibt dabei aber ungefähr das gleiche, daher die in der Mitte der Zotte liegenden am höchsten und schmalsten, die seitlichen dagegen niedriger und auch breiter werden. So kann, wie bei Maja und Pagurus, die Höhe der Zellen etwa das zehnfache der Breite erreichen.

Die äussere Form dieser Epithelzellen ist keine so bestimmte wie die der oben besprochenen Hypodermiszellen, da dieselbe von manchen Umständen abhängig ist. Doch sind sie im allgemeinen auch von prismatischer Gestalt, indem ihre Breite nach oben hin weder erheblich zu- noch abnimmt. Nur die längsten Zellen in einem Wulste sind in ihrer Mitte in Folge des seitlichen Druckes oft stark verjüngt, während sie sich nach oben, nach dem Lumen hin, wieder fächerförmig verbreitern. Ebenso haben die niedrigsten Zellen meist eine breite Basis und Mitte, indessen sie nach oben spitzer werden. Schliesslich kann die Form sämmtlicher Zellen durch die dazwischen geschobenen jüngeren merklich verändert werden, worüber weiter unten das Nähere erfolgen soll.

Im Inneren der Epithelzellen sieht man meist nur die Zell-

substanz und den Kern; ein bestimmt geformtes Sekret wird aber nur selten und in undeutlicher Weise bemerkt (Fig. 27). So sieht man häufig bei Scyllarus (Fig. 27) im mittleren oder oberen Theile der Zelle je ein homogenes Klümpchen von rundlicher Form, das von einem helleren Hof umgeben ist, und oft ist dieser nur allein als Vacuole vorhanden (Sublimatbehandlung). Aehnliche Dinge können auch bei Dromia (Fig. 30) auftreten, während bei Maja und Astacus nichts davon zu bemerken war. Dass in den entsprechenden Zellen von Phronima ebenfalls bei Sublimatbehandlung im oberen Zelltheile rundliche Conkretionen entstehen, habe ich schon an einem anderen Orte bekannt gemacht[1]). In den secernirenden Zellen, wo sie allein vorhanden sind, werden sie auch in der Flächenansicht sichtbar (Fig. 32).

Sonst erscheint der Zellinhalt sowohl nach Behandlung des Gewebes mit Sublimat, wie auch mit Picrinschwefelsäure oder mit der Perenyi'schen Flüssigkeit sehr dicht und mässig fein gekörnt. Beim Einschliessen der Schnitte in Canadabalsam wird diese Körnung zwar undeutlich gemacht, in Glycerin aber macht sie einen ähnlichen Eindruck wie etwa das körnige Entosark der Gregarinen. Am gröbsten ist sie bei Maja und Dromia und im Basaltheil der Zellen von Scyllarus, feiner ist sie bei Astacus. Fast ganz gleichmässig sieht die Zellsubstanz bei Maja aus (Fig. 28). Bei Scyllarus dagegen ist das obere Drittel der Zellen äusserst feinkörnig, geht dann nach unten, nach dem Kern zu, als zweites Drittel in deutliche Granulirung über, bis schliesslich das unter dem Kern liegende Drittel aus sehr groben Körnern besteht. — Recht anschauliche Bilder geben Doppelfärbungen mit Hämatoxylin und saurem Carminalkohol. In ersterem färbt sich die körnige Substanz fast gar nicht oder bei längerer Einwirkung doch auch nur langsam und schwach; es kann aber noch eine andere, sich entgegengesetzt verhaltende Substanz vorhanden sein, so vor allem bei Scyllarus im oberen Zelldrittel, welche sich mit Hämatoxylin so kräftig tingirt, wie man es nur vom Kerngerüst erwarten sollte. Auch bei Astacus findet sich eine derartige Substanz an den beiden schmalen Enden des Zellkörpers, von wo aus dann die Färbbarkeit nach dem Kerne hin abnimmt (Fig. 13). Aehnlich liegen die Verhältnisse ferner auch bei Paguristes, wo aber nur eine obere, sich

1) Mitteldarmdrüse der Crustaceen l. c. Taf. 4, Fig. 41.

blau färbende Schicht vorhanden ist (Fig. 12 bei b), während mir bei Maja eine derartige Erscheinung nicht begegnet ist. Mit Carmin hingegen färbt sich auch der übrige Zellinhalt intensiv, und wendet man oben genannte Doppelfärbung an, so erscheint bei Scyllarus das obere Zelldrittel blau, welche Farbe dann allmählich nach unten in Blauviolett und dann in Rothviolett übergeht (Fig. 27). Bei Paguristes ferner besitzen alle Zellen oben einen sich ziemlich scharf absetzenden violetten Streifen und an der Basis sich stark roth färbende Massen, welche sich nach oben hin gleichmässig abtönen. (In beiden Fällen Sublimatbehandlung.)

Weiterer Zellstrukturen kann man kaum ansichtig werden, doch erkennt man bei Astacus häufig, bei Dromia immer unter der oberen Grenzmembran eine feine, bei Astacus bald verschwindende Längsstreifung (Fig. 13), welche sich ebenfalls kräftiger als das Uebrige tingirt (Fig. 30). Vielleicht ist dieselbe schliesslich auch bei Paguristes nachweisbar, während sich bei Maja (Perenyi'sche Flüssigkeit) und Scyllarus (Sublimat) keine Spur davon wahrnehmen liess.

Der Kern der reifen Epithelzellen bietet manches Bemerkenswerthe dar. Von regelmässig eiförmiger Gestalt ist er normalerweise bei Maja (Fig. 28); seine Länge nimmt schon etwas zu bei Scyllarus (Fig. 27) und Dromia (Fig. 30), wird recht ansehnlich im Verhältniss zu seiner Breite bei Paguristes (Fig. 12) und erreicht bei Astacus eine staunenswerthe Ausdehnung. Hier ist der Kern etwa 4- bis 6 mal so lang als er breit ist (Fig. 13). Die ellipsoidische Form ist bei Maja wohl die am meisten zu beobachtende. Bei dem Zusammen- und Uebereinanderschieben der Zellen jedoch, wird auch der Kern zusammengedrückt und da dieser Druck meist an der unteren Zellhälfte wegen der sich einkeilenden jungen Zellen wirkt, so erscheint der Kern meist nach unten zu verjüngt, birn- oder rübenförmig (Fig. 27). Wird aber die Hauptmasse der Zelle nach oben, nach dem Drüsenlumen gepresst, und wird der Kern dabei mitgezogen, so kann er oben wieder, wo ein verminderter Seitendruck herrscht, seine ursprüngliche Gestalt annehmen, welche der Kugel zustrebt (Fig. 30). Von diesen Umständen ist auch seine Lage innerhalb der Zelle abhängig. Ist das Nachrücken jüngerer Zellen, auf welche übrigens noch genauer einzugehen sein wird, kein sehr lebhaftes, und ist mithin der Seitendruck ein schwächerer, welcher aber auch noch,

was nicht zu vergessen ist, von dem Contraktionszustande der Ringmuskulatur abhängt, so liegen die Kerne meist etwas unter der halben Höhe der Zellen, besonders wenn ihre Grösse eine geringere bleibt (Maja Fig. 28, Scyllarus Fig. 27). Im anderen Falle jedoch werden sie, wie schon oben gesagt, in die Höhe geschoben, liegen aber zum grössten Theil noch im unteren Zelltheile (Fig. 30 Dromia, Fig. 12 Paguristes). Haben die Kerne ferner überhaupt eine mächtige Längenentwicklung wie bei Paguristes und Astacus, so können sie sich bis weit hinauf vorschieben, indem sie den grössten Theil der Zelle (im Flächenbild!) erfüllen. Diese Eigenschaft des Kerns, oder allgemeiner gesagt, sein Volumen im Verhältniss zu demjenigen der Zelle ist in den vorliegenden Fällen etwas recht Auffallendes. Zum Theil vielleicht in Folge der seitlichen Druckwirkung ist die Breite der Zellen, wie wir gesehen, eine bedeutend geringere als ihre Länge. Dieselben werden, so könnte man sich fast ausdrücken, soweit zusammengedrückt, als es der Kern zulässt, und wird er schliesslich durch diesen Druck nach oben geschoben (Fig. 30), so ist dann auch die Breite des unteren Zellstückes eine oft ganz minimale. Es besteht aber auch oft ein gewisses Gleichgewicht zwischen beiden Kräften, nämlich zwischen dem seitlich wirkenden Druck und zwischen der Elasticität des Kernes, welche wohl auch noch durch die der Zelle selbst unterstützt wird, die doch auch in Folge der in Wirksamkeit tretenden Tropfenspannung, jener ersten Kraft entgegenwirken muss. In diesen Fällen, so bei Maja (Fig. 28), so bei Scyllarus (Fig. 27) und in vielen Fällen von Dromia u. s. w. hat der Kern etwa die Breite der Zelle selbst oder auch eine etwas geringere, und da dort, bei Maja und Scyllarus, die Zellen sehr langgestreckt, die Kerne aber nur etwa doppelt so lang als breit sind, so ist das Volumen des Kerns zu dem der ganzen Zelle ein recht geringes. — Auch bei anderen Decapoden, bei Dromia und Paguristes, ist der Kern etwa so breit wie die Zelle; da er aber hier bedeutend länger wird, sogar die halbe Höhe der Zelle überschreitet, so ändern sich die Volumenverhältnisse ausserordentlich. Setzen wir hier der Einfachheit halber beide Körper als Cylinder, so sehen wir, dass das Volumen des Kerns etwa halb so gross als das der Zelle sein kann. — Dieses Verhältniss wird nun schliesslich bei Astacus fast noch extremer, wie ein Blick auf Fig. 13 lehrt. Zwar erreicht hier der Kern niemals die Breite der

Zelle, weil er nämlich noch von einem ihn gleichmässig umgebenden hellen Hof von der Zellwand getrennt wird, was später noch zur Sprache kommen soll, doch kann er bald so lang wie die Zelle selbst werden. Dies sind die riesigen Kerne, welche schon Max Braun in die Augen gefallen waren, und welche ja überhaupt für den Flusskrebs so charakteristisch sind.

Mir scheint, dass bisher auf das Verhältniss, in welchem das Volumen eines Zellkernes zu dem seiner Zelle steht, viel zu wenig geachtet worden ist, und doch wird dies geschehen müssen, wenn man weiter kommen will in der Frage nach der Bedeutung des Zellkernes überhaupt. Nachdem wir jetzt mit immer grösserer Bestimmtheit erfahren haben, welche wichtige Rolle er bei der Vermehrung der Zellen spielt, bleibt nun noch festzustellen übrig, ob und welche anderen Funktionen er ferner noch übernehmen kann.

Auch das sonstige Aussehen des Kernes bietet noch einiges Erwähnenswerthe dar, doch mag dasselbe erst bei der Besprechung der Zellvermehrung wieder in den Vordergrund treten.

Der Zellsaum. Schon an einem anderen Orte[1]) war mir Gelegenheit geboten, auf die Struktur des Saumes zu sprechen zu kommen, welcher in so vielen drüsigen Organen die Epithelzellen überzieht. Daher kann ich hier jede weitere Spekulation unterlassen und zu einigen weiteren Befunden übergehen.

Im Mitteldarm von Astacus sieht derselbe wie eine sehr dünne mit Poren versehene Cuticula aus (Fig. 13), welche sich hier und da stärker, meist aber schwächer als der Zellinhalt gefärbt erweist. In hohem Maasse ist ersteres dagegen bei Scyllarus der Fall (Fig. 27), wo der Saum wie eine intensiv blau gefärbte deutlich doppelt-conturirte Haut aussieht. Hier ist er durch Sublimat gut erhalten, während er bei Dromia und Paguristes sich weniger befriedigend zeigt. Bei Maja ging er schliesslich in Perenyi's Flüssigkeit entweder ganz verloren oder blieb in gut erhaltenen Fetzen hängen. Mit Sublimat jedoch gelang seine Fixirung hier am besten. Bei starker Vergrösserung (Oelimmers. $^1/_{24}$") sieht man bei Maja ganz deutlich, wie er aus einzelnen kräftigen Stäben besteht (Fig. 29), welche sich mit Hämatoxylin lebhaft färben. An

1) Vergl. auch meine: Mikrographie der Mitteldarmdrüse (Leber) der Mollusken, deren Veröffentlichung bevorsteht.

der Basis besitzt jeder dieser Stäbe ferner ein breiteres Stück (Fussstück) welches dicht an die benachbarten gleichen Gebilde angrenzt und so eine durchlöcherte (mit Poren versehene) Membran zu Stande kommen lässt. Diese Membran tingirt sich noch kräftiger als die Stäbe. Letztere besitzen schliesslich jeder für sich an der Spitze eine grössere kugelige Anschwellung, welche gleichfalls von ihren Nachbarn aus durch geringe Zwischenräume getrennt ist. Auch diese Kugeln sind so stark wie die Fuss(Membran-)stücke, also stärker als die Stäbe gefärbt, und wenn man den ganzen Saum bei schwächerer Vergrösserung betrachtet, so glaubt man sowohl unten als oben eine zusammenhängende scharfe Contur wahrzunehmen, so dass dadurch in der That das Bild einer dicken Cuticula vorgetäuscht wird. Derartige Knöpfe an den Stäbchen hatte ich schon an konservirten Darmzellen von Insecten gesehen, an den frischen Zellen dieser Thiere und der Mollusken (Mitteldarmdrüse, Cephalopoden) sind sie jedoch nicht vorhanden. Ich möchte sie daher für ein Kunstprodukt halten.

Die Regeneration der Epithelzellen des Mitteldarms.

Da ich schon vor Kurzem Einiges über die verschiedenen Hypothesen niedergeschrieben hatte, welche bei der Frage nach der Vermehrung von Epithelzellen aufgestellt werden könnten, und da ich dieselben bei einer späteren Gelegenheit ausführlicher behandeln möchte, so will ich mich an dieser Stelle darauf beschränken, dasjenige wiederzugeben, was ich am Mitteldarmepithel der Crustaceen wahrgenommen habe, ohne aber die Schlüsse, welche sich daraus ziehen lassen, irgendwie verallgemeinern oder auf andere Verhältnisse übertragen zu wollen.

Man wird vom Mitteldarm der Decapoden erwarten dürfen, dass er gerade wie auch bei anderen Athropoden ein Verdauungssekret liefere, und obwohl er ja nur einen sehr geringen Umfang hat, während seine ventrale Ausstülpung, die sog. Leber, ihm das Hauptgeschäft abgenommen hat, so darf man deswegen doch noch nicht schliessen wollen, dass er nun diese seine Funktion ganz verloren habe, sondern höchstens, dass er sie wegen seiner räumlichen Beschränktheit in vermindertem Grade ausführe. — Ein Blick auf seine Epithelzellen hatte gezeigt, dass dieselben in den meisten Fällen einen gleichmässigen Inhalt besitzen, nicht also, wie Becherzellen etwa eine Theca oder eine sonstwie beschaffene

von dem übrigen Zellinhalt unterscheidbare Sekretmasse. Was die Klümpchen an gleichem Orte bei Scyllarus zu bedeuten haben, ist zwar nicht ganz klar, kommt hierbei aber wohl kaum in Betracht. — Sollen also nun die Zellen das in ihnen bereitete Produkt secerniren, so kann dies nur geschehen, indem sie dasselbe ausstossen, wobei sie entweder als lebende Organismen bestehen bleiben, oder indem sie hierbei zu Grunde gehend in ihrer ganzen Masse das Sekret bilden. Für beide Vorgänge giebt es zahlreiche Beispiele unter den Drüsenzellen, in unserem Falle aber wird man sich für den letzteren Vorgang entscheiden müssen, da hierfür das eben erwähnte Aussehen der Zellen am meisten spricht. Man wird dann aber auch folgerichtig zu der Forderung berechtigt sein, dass die aufgebrauchten Zellen durch stets neu nachrückende ersetzt werden; und thatsächlich sind solche jugendlichen Zellen sowohl im Epithel des Mitteldarms selbst wie auch in dem der dorsalen Anhänge nachweisbar, so dass dieser Forderung genüge geschieht.

Zwar treten diese Zellen nur selten in reichlichem Maasse auf, sie sind vielmehr in manchen Schnitten so vereinzelt, dass man sie fast zu vermissen glaubt. Dies mag von dem jeweiligen Ernährungszustande, von dem Sekretionsbedürfniss abhängen; denn bei Winterkrebsen (Astacus) welche wochenlang ohne Nahrung gehalten wurden, waren junge Zellen recht selten, während bei gut genährten Sommerkrebsen (August und September) das umgekehrte Verhältniss statthatte. — Ferner fanden sich nur spärliche junge Epithelzellen in der Darmtasche mehrerer anscheinend normalen Majen[1]). Auch bei Paguristes (Darmanhang) ist ihre Zahl eine mässige, da auf etwa 10 grosse Zellen erst eine oder zwei ganz junge kommen, und ähnliche Resultate ergiebt der Mitteldarm von Scyllarus. Im Darmanhang von Dromia traten sie dagegen schon reichlicher auf (Fig. 30), und bei gut genährten Flusskrebsen sind sie schliesslich in solcher Menge, dass etwa jeder völlig erwachsenen Zelle eine ganz junge, die Zwischenformen abgerechnet, entspricht.

Nichts spricht dafür, dass die verschiedenen Exemplare von Maja, Paguristes und Scyllarus, welche ich untersuchte, keine normalen gewesen seien. Sie waren durchweg in günstiger Zeit

---

1) In Fig. 28 sind der Raumersparniss halber die jungen Zellen mehr zusammengehäuft, als sie eigentlich sein sollten.

gefangen, nämlich in Frühjahrs- und Sommermonaten; sie kamen in frischestem Zustande zur Verwendung und ihr Darm war durchweg gut gefüllt. Der Mangel an jungen Zellen muss daher einiges Befremden erregen. Aber auch bei Astacus sind sie in günstigen Fällen sogar viel spärlicher als an anderen Orten, wie etwa im Mitteldarm der Insekten und wie in der sog. Leber der Krebse und Mollusken. Dieser Umstand giebt uns jedoch, wir mir scheint, einen Fingerzeig, wie jenes Phänomen zu erklären sei; denn die ventrale Drüse (Leber) ist, wie schon oben gesagt, funktionell an Stelle des Mitteldarms getreten, und dieser ist im hohem Grade degenerirt. Jene so kolossal entwickelte Drüse liefert eine entsprechend grosse Menge von Enzymen, und zwar, wie es sehr wahrscheinlich ist[1]), alle, welche zur Verdauung nothwendig sind; auch wird sie noch durch die Intestinaldrüsen des Vorder- und Enddarms häufig unterstützt. Man kann also behaupten, dass auf diese Weise der Mitteldarm für die Verdauung[2]) entbehrlich geworden ist, und dass er nur noch in Folge vererbter Gewohnheit, sit venia verbo, in beschränktem Maasse weiter thätig sei.

Glücklicherweise ist dieser Umstand hier sehr günstig für das Studium der Zellvermehrung, da das mikroskopische Bild nicht wie z. B. im Mitteldarm der Insekten durch einen embarras de richesse getrübt wird, und so kann man für alle Stadien des Zellwachsthums neue fortlaufende Reihen von Belegen anführen.

Nun aber kommt die weitere Frage nach der Entstehung und Herkunft dieser jungen Epithelzellen.

Bei Gelegenheit der Mitteldarmdrüse der Crustaceen und der Mollusken hatte ich vergeblich danach gestrebt, der Lösung dieser Frage näherzurücken, und nur bei Phronima fanden sich Zeugen einer indirekten Kerntheilung, für welche ich mich auch s. Z. in Betreff des Mitteldarms des Mehlwurms ausgesprochen hatte. Ebenso schlechte Erfolge, wie mit jener Drüse hatte ich denn auch ursprünglich mit dem Dekapodendarm, bis schliesslich ältere Präparate von gut konservirten Sommerkrebsen zu besseren Resultaten führten. Da jene Präparate, mit ungenügenden Hülfsmitteln hergestellt, leider zu dicke Schnitte enthielten, und während der

1) Vergl. die Arbeiten Hoppe-Seyler's, Krukenberg's und Max Weber's a. a. O.

2) Wie es sich mit der Resorption verhält, folgt weiter unten.

letzten Wintermonate gut gefütterte Krebse nicht mehr zu erhalten[1]) waren, so musste ich weitere Untersuchungen abbrechen, und für eine günstigere Gelegenheit verschieben. — Immerhin lassen sich schon jetzt Beweise genug beibringen, dass in den jüngsten Epithelzellen (Ersatz- oder Mutterzellen) eine der direkten ähnliche Kerntheilung vor sich gehe, und dass mit dieser eine Zelltheilung verbunden sei. Damit soll aber, wie ich hier ausdrücklich als Vorbehalt hinzufüge, eine indirekte mit Karyokinese verbundene Kerntheilung vor der Hand noch nicht widerlegt werden, da hierzu die Summe meiner Beobachtungen eine noch zu geringe wäre. Doch glaube ich behaupten zu können, dass mir eine solche Kerntheilung in meinen Präparaten nicht begegnet ist, und da ich mit der Winkel'schen Oelimmersion $^1/_{24}$" jedes derselben durchmusterte, so kann mir kaum eine Täuschung widerfahren sein. Wohl weiss ich allerdings, wie vorgefasste Urtheile das Auge blind machen können. Auch will ich mich von denselben nicht frei sprechen; doch war mein vorgefasstes Urtheil gerade ein entgegengesetztes, da ich ursprünglich darauf ausging, — indirekte Theilungen zu finden, später aber, als mir dies nicht gelang, die Möglichkeit einer freien Zellbildung mit in Erwägung zog. Meine Präparate waren schliesslich, wie ein Blick auf die Fig. 15 bis 26 zeigt, die möglichst genau Strich für Strich nachgezeichnet sind, durchaus genügende, von ihrer Dicke abgesehen, so dass der Einwurf die Erhaltung der Kernstrukturen sei eine schlechte gewesen ein unberechtigter wäre. Zwar habe ich nicht die von W. Flemming empfohlenen Fixirungsmittel angewendet, konnte mir aber für das vorliegende Gewebe keinen guten Erfolg versprechen und reichte auch bei Phronima mit einer ganz sorglosen Sublimatbehandlung soweit aus, dass ich die hier wirklich vorhandenen Mitosen als unzweifelhafte erkennen konnte (Fig. 31), wenngleich freilich eine vollständige Klarheit der einzelnen Fäden ausgeblieben ist. Da ich aber überhaupt froh war, solche Figuren zu finden, so begnügte ich mich damit, bitte aber die in Fig. 31 gezeichneten nicht als eine der Natur entsprechende Wiedergabe zu betrachten.

Diese Fig. 31 stellt ein Stück des Mitteldarm(Magen-)epithels

1) Die vom Händler im Februar und März bezogenen Thiere waren in Folge langen Hungerns und schlechter Behandlung sehr matt und starben nach wenigen Tagen, selbst bei reichlicher Nahrungszufuhr.

von Phronima in der Flächenansicht dar, wobei weder etwas in der Gruppirung der Zellen noch in ihrer Form geändert ist. Das Präparat ist einfach durch Aufschneiden und Auseinanderbreiten der Darmwand gewonnen, und da diese etwa 100 μ dick ist, so ist dasselbe schon aus diesem Grunde zum Erkennen feiner Strukturen nicht sonderlich geeignet. Doch sah ich in mehreren Stellen auch die achromatische Spindel mit voller Deutlichkeit. Dieselbe hatte sich nämlich auffälligerweise mit Hämatoxylin ziemlich kräftig tingirt, stand darin aber doch gegen die chromatophile Substanz weit zurück. — Hervorzuheben ist noch, dass diese Kern- und Zelltheilungen nicht mit einiger Gleichmässigkeit im Darmepithel vertheilt sind; es finden sich vielmehr einzelne verstreute Inseln, die aber eine Gruppe von mehreren in Theilung begriffenen Zellen umfassen. Diese letzteren selbst, wie auch die ihnen benachbarten enthalten keine durch Sublimat[1]) hervorgerufenen Conkremente wie die übrigen sich nicht theilenden Zellen (Fig. 32). Dieses sind reifere, in Sekretbildung begriffene Zellen und haben die Fähigkeit, sich zu theilen, verloren. Ob sie hier bei Phronima jedoch während der Sekretion zu Grunde gehen, bleibe unentschieden, da eine rasche Zellvermehrung wegen der nicht grossen Zahl der Zelltheilungen und wegen der Langsamkeit, mit welcher dieselben vor sich gehen müssen, nicht wahrscheinlich gemacht wird. Es kann also möglich sein, dass die Zellen, nachdem ihr Produkt ausgestossen, die Fähigkeit, sich zu theilen wiedererlangen, oder dass sie neue Sekretmassen bilden. Es würden dann also nur abgenutzte Zellen zu ersetzen sein. — An Phronimalarven, welche wegen ihrer Durchsichtigkeit lebend unter dem Mikroskop beobachtet werden können, war leider in betreff dieses Punktes keine Gewissheit zu erlangen. — Es sei übrigens schliesslich noch betont, dass die indirekten Kerntheilungen nicht etwa an jungen, sondern an völlig ausgewachsenen Thieren, nämlich geschlechtsreifen Weibchen beobachtet sind, wo sie in keinem der darauf hin untersuchten Exemplare ca. 6 Stück fehlten.

Die bei Phronima obwaltenden Verhältnisse liefern einen Beweis dafür, dass die Regeneration des Mitteldarmepithels bei Crustaceen in gewissen Fällen auch durch Karyokinese vor sich gehen kann. Wie weit dies aber auf andere Arthropoden auszudehnen

---

1) Vergl. Mitteldarmdrüse der Crustaceen l. c. p. 97 ff.

ist, bleibe noch zu untersuchen übrig, und jedenfalls verlangen die bei den Decapoden stattfindenden Vorgänge, welche sogleich zur Sprache kommen sollen, die grösste Vorsicht in der Beurtheilung der einzelnen Fälle. Ich will daher für meine früher über den Mitteldarm des Mehlwurms gemachten Mittheilungen jetzt nicht einstehen. Auch mit Hülfe der Oelimmersion $^1/_{24}$" ist dort nicht viel mehr zu erkennen, als wie ich s. Z. angegeben hatte, da die Gewebselemente gar zu winzige sind. Doch sehe ich die a. a. O. in Holzschnitt pg. 286 Fig. I gezeichneten als Uebergangsstadien zur Sternform der Tochterkerne erklärten zwei parallelen Balken an vielen Stellen mit grosser Schärfe. Ueber die sog. Kranzform aber wage ich kein bestimmtes Urtheil, da dieselbe auch ein Kunstprodukt sein könnte.

Im Mitteldarmepithel der Decapoden, um nun zu diesen zu gelangen, liegen an der tunica propria Zellen, welche kleiner als die übrigen Zellen sind. Diese kleinen Gebilde bestehen bei allen der zur Untersuchung gelangten Decapoden ohne irgend eine Ausnahme aus einem Zellkörper, welcher meist oben, zuweilen aber auch nach der Mitte zu, einen grossen vakuolen- oder blasenartigen Hohlraum enthält, in dessen Mitte der grosse Kern schwebt. Dieser Hohlraum möge Kernhof heissen; er ist kein etwa durch Schrumpfung der Zellsubstanz entstandenes Kunstprodukt, sondern schon in den lebenden Zellen vorhanden. Wenn diese nämlich beim Zerzupfen des Gewebes platzen, so tritt er mit dem Kern aus, ist aber, da er völlig hyalin, farblos und mässig stark lichtbrechend ist, kaum zu erkennen, und nur, wenn solch ein Kern mit einem anderen Gegenstand zusammentrifft, kann er diesen nicht berühren, weil ihn der Kernhof daran verhindert. In solchem Momente gewahrt man auch deutlich den zarten Contur des letzteren. — Bald geschieht es dann, dass der Hof, welcher nichts als eine Flüssigkeit ist, platzt, so dass nun der Kern frei umherschwimmt. — Ob der Hof mehr zur Zelle als zum Kern zu rechnen ist, weiss ich nicht zu sagen, jedenfalls hängt er mechanisch mit letzterem inniger zusammen. Auch in konservirtem Zustande ist sein Aussehen das gleiche, seine Form passt sich möglichst der des Kerns an (Fig. 13, 22, 24) sowohl vor, wie auch während und nach der Theilung. Meist ist er in diesen Präparaten, so bei Astacus (Fig. 13, 15 bis 26) Maja und Dromia, gleichfalls wasserklar und fast völlig homogen. Nur zuweilen treten in ihm, so bei

Scyllarus und Maja, vielleicht als Begleiterscheinungen einer Umwandlung seiner Substanz beim Reiferwerden der Zelle, feine staubartige Granulationen auf (Fig. 27, 28). Mit Ausnahme von Astacus verschwindet er schliesslich hierbei, wahrscheinlich indem er den gleichen Inhalt wie die Zelle erhält, so dass nun in reifen Zellen der Kern unmittelbar von der Zellsubstanz umgeben wird und von dem Hof keine Spur mehr zu erkennen ist (Fig. 27, 28). Bei Astacus bleibt er weiter fortbestehen und wächst mit dem Kern zugleich in die Länge, so dass er dessen Form nachahmend ihn wie ein Sack umhüllt (Fig. 13).

Der Kernhof ist für die Untersuchung der Theilungsvorgänge von grösstem Nutzen, da er wie ein heller Rahmen den Kern erstens scharf markirt und zweitens dessen Gestaltsveränderungen in vielen Fällen nachahmt, so dass er diese gewissermassen ad oculos demonstrirt, wenn man sie sonst unter Umständen nur schwierig erkennen könnte.

Die kleinsten überhaupt sichtbaren Zellen sind meist abgeplattet eiförmig und liegen dann, wie bei Maja (Fig. 28), Paguristes und Dromia mit ihrer Längsseite der tunica propria dicht an. Oder sie sind, wie oft bei Astacus, kugelig, und haften auch dann eng an letzterer Membran. Sie lassen dann nichts anderes als den Kern mit seinem hellen Hof erkennen; von einer Zellsubstanz sieht man nichts. Lassen wir nun eine etwa schon stattfindende Kerntheilung ausser Acht, und verfolgen wir die wachsende Zelle weiter, so sieht man sie, wie bei Dromia (Fig. 30) kugelig werden, was sich erst nur noch auf Kern und Kernhof bezieht, und nun entsteht an der Basis ein schmales Fussstück (Stiel), welches im Schnitt fein granulirt erscheint, also eiweissartiger oder protoplasmatischer Natur ist. Dies ist der zuerst sichtbare Anfang der eigentlichen Zelle. — Ist die ursprünglich genannte längliche Zelle noch nicht kugelig geworden, so kann sie sich nun auch aufrichten, indem sich die Längsaxe des Kerns nach oben (dem Lumen zu) richtet. — Das weitere Wachsthum ist nun nicht ein übereinstimmendes. Bei Astacus, Scyllarus und Dromia schiebt sich einfach der Kernhof mit dem Kern weiter aufwärts, indem sich nur der basale Stiel verlängert und verbreitert (Fig. 13, 16, 24, 25, 27, 30). Bei Maja hingegen bleibt ersterer etwas zurück, so dass nun über ihn hinaus der Zellkörper spitz keilförmig vorwächst (Fig. 28). Im ersteren Falle schiebt sich

die junge Zelle wohl auch oft mit ihrem breiten Kopfe zwischen die übrigen Epithelzellen hinein (Fig. 27). Bei Astacus jedoch ist es fast Regel, dass eine solche junge Zelle einfach eine ältere vor sich her stösst, bis diese wahrscheinlich ganz ausgestossen wird (Fig. 13), und hier bleibt der Kernhof mit dem Kern lange an dem einen Zellpole, bis er, wenn sich der Kern anfängt in die Länge zu strecken, auch hier von der Zelle überragt wird. Während des keilförmigen Vorwachsens der Zelle bei Maja verschwindet, wie schon gesagt, der Kernhof durch Einlagerung einer gerinnenden Substanz, während die Zelle noch ihren jugendlichen Charakter beibehält. Dieser macht sich überall dadurch kenntlich, dass sich der Zellinhalt mit Carmin und Hämatoxylin weniger stark tingirt, als derjenige reifer Zellen, was wohl daher rührt, dass er eine geringere Anhäufung des granulösen Zellinhalts aufweist (Fig. 15, 16, 28 etc.). Es liegt hier mithin eine auffällige Abweichung von dem Verhalten vieler anderer Jugendzellen vor, welche sich sehr häufig, so im Mitteldarm vom Mehlwurm, in der Mitteldarmdrüse von Crustaceen und Mollusken (Umbrella, Patella etc.) namentlich mit Hämatoxylin sehr intensiv tingiren. — Vielleicht aber findet in unserem Falle sich eine Erklärung in der Weise, dass die eigentliche Zellsubstanz (seu Protoplasma) keine Farbe annimmt, sondern dass dies nur von Seiten des oft gleichmässig (Maja), oft ungleichmässig (Scyllarus) vertheilten Sekrets geschieht. Die jungen Zellen enthalten demnach nur Protoplasma, in welchem übrigens zuweilen auch eine zarte Netzstruktur hervortritt (Fig. 16).

So plausibel dieser ganze Vorgang des Zellwachsthums erscheint, so unklar liegt noch der Vorgang der Zellvermehrung vor uns, indem hier scheinbar einfache Verhältnisse durch eine ich möchte sagen unnütze Complikation verhüllt werden. Wenn eine direkte Kerntheilung stattfindet, so wäre doch der einfachste Weg der, dass sich in den an der tunica propria liegenden kleinsten Zellen der Kern durch einfache mittlere Einschnürung halbirt. Dieser Weg scheint auch in den meisten Fällen eingeschlagen zu werden (Fig. 17, 20, 21, 26). Wenn nun die Zelle, anstatt sich sogleich zu theilen, erst ein Stück in die Höhe wächst und sich dann derselbe Vorgang abspielt (Fig. 15, 23, 25), so kann man darüber noch hinwegsehen. Wenn sich aber der Kern, anstatt sich zu halbiren, in ein sehr grosses und ein sehr kleines Stück zerschnürt,

was sich bei Astacus nicht selten ereignet (Fig. 16, 19, 22, 24), so weiss ich nicht, ob man hier noch den Begriff einer „direkten“ Kerntheilung anwenden darf, oder ob dies nicht lieber als „Kernsprossung“ zu deuten wäre. Diese ungleiche Abschnürung ist übrigens nicht etwa ein Beobachtungsfehler; sie wird nicht etwa dadurch vorgespiegelt, dass ein schiefer Schnitt den einen Kernabschnitt nicht voll getroffen habe. In den Figuren 16, 22 und 24 liegen vielmehr beide Theile genau in derselben Schnittebene, und auch in Fig. 19 entfernt sich der eine Theil nur ganz wenig aus ihr.

Wo eine Halbirung des Kernes statthat, finden auch mehrere Modalitäten Platz, welche vermischt neben einander in demselben Schnitt angetroffen werden können. Zuerst streckt sich der wagerecht, senkrecht oder schief liegende Kern etwas in die Länge. Hierauf entsteht in der Mitte senkrecht zur Längsaxe ein ringförmiger Einschnitt (Fig. 17, 18), welcher gleichmässig fortschreitend tiefer einschneidet, bis beide Kernhälften getrennt, aber dicht nebeneinanderliegen (Fig. 21, 23, 26). Dieser einfachste Vorgang scheint auch der am meisten verbreitete zu sein.

In anderer Weise kann auch eine Halbirung des Kerns derartig vor sich gehen, dass die Einschnürung eine nur in einer Richtung fortschreitende ist (Fig. 20), oder dass beide Kernhälften frühzeitig auseinanderrückend eine schmale Brücke zwischen sich ziehen, was wohl aber nur bei aufrechtstehenden grösseren Zellen vorkommt (Fig. 15).

Die ungleichförmige Abschnürung habe ich bis jetzt nur bei Astacus wahrgenommen. Sie lässt dieselben Modifikationen wie die Halbirung zu (Fig. 16, 22, 24).

Mit der zuerst stattfindenden Verlängerung des Kerns geht auch die seines Hofes Hand in Hand. Nicht immer hält dieser jedoch mit der Einschnürung gleichen Schritt, thut dies aber oft in unzweifelhafter Weise (Fig. 20, 22, 24). Ist dann schliesslich die Abschnürung beider Kerntheile vollendet, so schnürt sich auch der Hof völlig durch, und zwei neue Organismen sind fertig (Fig. 25). — Geschieht die Theilung nun einigermassen senkrecht zur tunica propria (Fig. 21) so ist leicht ersichtlich, dass auch der Zellstiel darin mit einbegriffen wird, so dass beide Theilstücke völlig gleichwertig sind. Geschieht die Abschnürung aber parallel zur tunica propria, so scheint der obere Theil schlechter ausge-

stattet zu werden und nichts von dem Stiel mitzubekommen. Wie er dennoch weiterwächst, und ob er niemals mehr die tunica propria berührt, ist noch völlig räthselhaft.

Weitere Hypothesen an diese so merkwürdigen Vorgänge zu knüpfen, halte ich vorläufig nicht für angemessen. Ein wichtiger Punkt verdient aber besonders hervorgehoben zu werden, nämlich dass das Kerngerüst während dieser Theilung keine merklichen Veränderungen oder Umlagerungen erleidet, woher ich mich hauptsächlich berechtigt halte, diesen Theilungsvorgang dem karyolytischen als einen direkten gegenüberzustellen. In jugendlichen Kernen ist das Gerüst ein oft so dichtes, dass es sich nur bei starker Vergrösserung in seine Bestandtheile auflösen lässt. Während des späteren Wachsthums nimmt es aber im allgemeinen nicht an Volumen zu, so dass in erwachsenen Kernen seine Anordnung eine sehr lockere ist, und da der Kernsaft sich nicht tingirt, so sehen diese Kerne oft wie bei Scyllarus und Maja heller als der Zellinhalt gefärbt aus (Fig. 27, 28).

Schluss.

Es wird mir, so fürchte ich, der Vorwurf nicht erspart bleiben, dass die Darstellung, welche ich in Obigem versucht habe von dem Darmtractus der Decapoden zu geben, weit davon entfernt ist, eine vollständige und umfassende zu sein. Dennoch aber glaube ich, so gerechtfertigt dieser Vorwurf auch sein mag, dass sich schon jetzt werden einige Anknüpfungspunkte für physiologische Erörterungen finden lassen; denn so einfach auch die äussere Gestaltung dieses Organsystems ist, so wenig möglich ist es doch bisher gewesen, ein den wissenschaftlichem Standpunkte unserer Zeit entsprechendes Bild der Thätigkeit desselben zu entwerfen. Allerdings hat wohl gerade für diesen Zweck vorliegende Untersuchung nur wenig Positives zu Tage gefördert, vielleicht kann sie aber dazu beitragen, in diese oder in jene Frage ein wenig mehr Klarheit zu bringen.

Durch den kurzen senkrecht aufsteigenden Oesophagus gelangt die Speise, welche der Krebs zu sich genommen, in den Magen. Unzweifelhaft liefern die von Max Braun im Oesophagus gefundenen Drüsen ein Verdauungssekret, welches sich dem Speisebrei beimischt. Es ist vor der Hand hier nicht von wesentlicher

Bedeutung, welcher Art dieses Sekret ist; es mag aber recht wohl dem echter Speicheldrüsen entsprechen, also diastatischer Natur sein. — Wie wenig wählerisch die Decapoden rücksichtlich ihrer Nahrung sind, ist bekannt. Es gelangt daher auch viel unverdauliche Masse in den Magen. Diese wird hier zerrieben, um der eigentlichen Verdauung theilweise zugänglich gemacht zu werden. Zwar meint Th. H. Huxley[1], dass nur hinreichend flüssig gewordene Theile durch den sog. Pylorusseiher in den Darm gelangen, während die gröberen Theile der unbrauchbaren Stoffe schliesslich durch den Mund wieder ausgeworfen werden. Dies mag wohl der Hauptsache nach richtig sein; dennoch fand ich häufig, so namentlich bei Maja und Dromia, im Enddarm grössere Sandkörner, Korallenstückchen und sonstige harte oft mehrere Millimeter grosse Körper, welche doch noch hindurch geschlüpft waren. — Vergleicht man die enorme Grösse des Magens mit dem winzigen Durchmesser der hinteren Darmabschnitte, so wird man mit Huxley vermuthen müssen, dass schon im ersteren ein grosser — vielleicht sogar der grösste — Theil der Verdauung vor sich gehe. Merkwürdiger Weise aber tritt das wichtigste und an Menge überwiegendste Verdauungssekret, nämlich das der Mitteldarmdrüse (Leber) von hinten her in den Magen ein, wo es in der That als braune Flüssigkeit schon makroskopisch, mikroskopisch aber durch das Vorhandensein der schon an anderer Stelle näher gekennzeichneten Fermentblasen[2]) kenntlich ist, und damit dieses so eintretende Sekret nicht durch den entgegengesetzten Strom des Speisebreies zurückgedrängt werde, ist ein besonderes complicirtes Klappensystem nöthig.

Nun tritt die im Magen zerkleinerte und von Verdauungssäften veränderte Nahrung in den Mitteldarm ein. Auch hier dürfte es gleichfalls wieder zur Abscheidung von Stoffen kommen, welche für die Verdauung nützlich sind. Denn dass die Zellvermehrung in dessen Epithel eine Folge vom Zellverbrauch ist, dürfte kaum fraglich sein. Auch dürfte wohl der Analogieschluss erlaubt sein, dass dieses Epithel dieselbe Bedeutung besitze, wie das Mitteldarmepithel anderer Arthropoden[3]). Nur ist diese Be-

---

1) „Der Krebs" l. c. p. 58.

2) Vergl. Mitteldarmdrüse der Crustaceen l. c. p. 70 ff.

3) Vergl. Darmtraktus der Larve des Tenebrio molitor etc. l. c.

deutung nicht in quantitativer, sondern bloss in qualitativer eine gleiche. Denn obwohl der Mitteldarm noch durch dorsale Anhangsdrüsen in seiner Arbeit unterstützt wird, so kann doch auch die Gesammtleistung in Anbetracht der meist geringen Kürze dieses Darmabschnitts, und der geringen Oberfläche des secernirenden Epithels, sowie in Anbetracht der nur träge zu nennenden Zellvermehrung, eine nur geringfügige sein. Eine allerdings nicht sehr in's Gewicht fallende Abweichung zeigen die Paguriden, doch ist auch hier noch die Oberfläche des Mitteldarmepithels und seiner Schläuche zu derjenigen der mächtig entwickelten ventralen Drüse (Leber) eine verschwindend kleine.

Noch einmal sei hier kurz dieses letzteren Organs Erwähnung gethan[1]). — Es ist mir gesagt worden, dass die für dasselbe gewählte Bezeichnung als „Mitteldarmdrüse" eine viel zu unbestimmte und dass die von Alters her gebräuchliche als Leber doch vorzuziehen sei. Denn wenn auch die Funktionen beider Organe so grundverschieden seien, so hätten sie doch ihre Homologie, da ja auch die Leber der Wirbelthiere eine Ausstülpung des Mitteldarmgebietes sei. — Dagegen möchte ich aber den Einwand erheben, dass dieses letztere Organ nicht die einzig existirende Ausstülpung jenes Gebietes ist, dass es diese Eigenschaft vielmehr mit dem Pancreas theilt. Diesem letzteren Organ ist also jene Drüse der Decapoden auch homolog, und rücksichtlich seiner Funktion sogar noch analog, könnte also eher als Pancreas, denn als Bauchspeicheldrüse, ausgegeben werden. Dennoch sträube ich mich vorläufig auch noch hiergegen, da ich mir nicht anmassen will, nun endgültig die volle Bedeutung des fraglichen Organs festgestellt zu haben. Absichtlich möchte ich daher den unbestimmten Ausdruck „Mitteldarmdrüse" trotz seiner Plumpheit bestehen lassen.

Nach Passiren des Mitteldarms gelangt der Speisebrei nun ohne Weiteres in den Enddarm, um hier ebenfalls oft noch mit neuen Drüsensekreten in Berührung zu kommen. Diese entstammen den Intestinaldrüsen Vitzou's, werden aber funktionell wahrscheinlich denen des Oesophagus gleich stehen, wofür ja sehr das übereinstimmende Aeussere beider Gebilde spricht. Ihr Sekret

---

1) Aus Versehen habe ich a. a. O. die Gattung Squilla mit den Decapoden vereinigt, denen sie allerdings im Bau des Drüsenepithels nahe steht. Eine Berichtigung will ich an dieser Stelle nicht versäumen.

mag, wie gesagt funktionell auch dem echter Speicheldrüsen ähneln. Da man aber in dem steten Kampfe zwischen morphologisch-embryologischen und physiologischen Prinzipien gar nicht mehr weiss, welchen man in der Benennung eines Organs folgen soll, eine einseitige Befolgung aber manchen Missgriff heraufbeschwören möchte, so ist ein unbestimmt lautender Name wohl immer noch besser als einer, der sich leicht als ein ungültiger erweisen könnte.

Sind wir bis hierher dem Schicksal der Nahrung gefolgt, so entsteht die wichtige Frage nach der Resorption des Verdauten.

Wie wir gesehen, muss schon im Magen ein beträchtlicher Theil der Verdauung vor sich gehen; es werden sich also schon dort resorbirbare Stoffe finden. Der grösste Theil der inneren Oberfläche des Magens wird zwar durch die kalkigen Stücke desselben bedeckt, und dürfte, namentlich wo dieselben eine beträchtliche Dicke erlangen, kaum für das Pepton, an welches wir hauptsächlich zu denken haben, durchgängig sein. Immerhin besitzt die Magenwandung mehrere dünne Stellen, die innen nur einen Chitinüberzug haben, gerade wie der Enddarm, worauf wir sofort kommen werden.

Gelangen die zu resorbirenden Stoffe in den Mitteldarm, so finden sie hier bei den meisten Decapoden eine nur sehr geringe Oberfläche, wo sie aufgenommen werden könnten, nämlich nur das Epithel dieses Darmrohrs selbst, da sie in dessen Anhänge, in die grosse Drüse (Leber) und in die dorsalen Schläuche, nicht eintreten. Dass hier in diesem oft so äusserst kurzen Darmstück, das dazu noch von geringerem Durchmesser als das nachfolgende Stück ist, die gesammte Resorption vor sich gehen sollte, halte ich für ganz undenkbar, da ja nicht einmal durch eine Klappenvorrichtung oder dergl. dafür gesorgt ist, dass der Speisebrei längere Zeit hindurch hier festgehalten wird. Und wenn im Mitteldarm überhaupt resorbirt wird, so könnte dies nur in einem ganz bescheidenen Maasse geschehen. — Bereits früher, als ich mich mit dem Darmkanal der Insekten[1]) befasste, hatte ich mir diese Fragen vorgelegt, ohne aber zu einem Resultat zu gelangen. Damals hatte ich den Einwand, dass die Zellen des Mitteldarms nicht die Resorption ausführen können, weil sie bereits die Funktion der Verdauungsfermentsekretion haben, als hinfällig bezeichnet, da doch beim Leberegel z. B. beide Vorgänge durch die

1) Verdauungskanal der Larve des Tenebrio molitor. l. c. p. 304 ff.

nämlichen Zellen geschehen, wie Sommer nachgewiesen hat. Eine solche Resorption, oder sagen wir lieber dafür: Nahrungsaufnahme, muss ja überall vom Mitteldarm besorgt werden, wo der Enddarm fehlt. Dennoch aber haben wir in unserem Falle hier mit ganz anderen Verhältnissen zu rechnen, weil das Mitteldarmepithel durchaus nicht hier und dort als ein gleichwerthiges angesehen werden darf. So konnten wir nach dem histologischen Befunde schliessen, dass die Epithelzellen der Decapoden bei der Sekretion zu Grunde gehen, da sie gewissermaassen das Sekret selbst sind. Eine solche auszustossene Zelle wird aber nicht mit der Eigenschaft ausgestattet sein, Peptone und dergl. in sich aufzunehmen und weiter zu befördern; und wollte man ihr eine solche Eigenschaft wirklich beilegen, so müsste man erst wieder zu gekünstelten Hypothesen seine Zuflucht nehmen, indem man die Thätigkeit der Zellen eine wechselnde sein liesse, so dass etwa jüngere Zellen resorbiren, reifere dagegen sich in Fermentstoffe umwandeln sollten. Zu solchen Annahmen weiss ich aber keine Analoga, finde dieselben auch nicht durch das Aussehen der Zellen unterstüzt und wahrscheinlich gemacht. — Im entgegengesetzten Falle aber, um der Einfachheit halber beim Leberegel zu bleiben, bleiben die Epithelzellen während ihrer Thätigkeit bestehen, ja indem sie sogar feste Nahrungsbestandtheile in sich aufnehmen, bewirken sie schliesslich eine intracelluläre Verdauung, welcher naturgemäss auch eine intracelluläre Resorption folgt, wie in neuerer Zeit Metschnikoff u. A. nachgewiesen haben.

So muss es also als sehr fraglich bezeichnet werden, dass der Mitteldarm der Decapoden überhaupt zu resorbiren im Stande ist, und selbst bei Bejahung dieser Frage können wir demnach behaupten, dass eine solche Resorption eine recht ungenügende sein muss. Es bleibt für dieselbe also nur noch der Magen und der Enddarm übrig. Im Lumen des letzteren sieht man in der That auf den mikroskopischen Schnitten eine coagulirte eiweissähnliche Substanz, und an seinem Inhalte kann man mit Kalilauge und Kupfersulfat die Peptonreaktion erhalten. Aber diese Substanz war, wie schon weiter oben betont worden ist, weder in den Hypodermiszellen (noch zwischen denselben) noch überhaupt innerhalb der Darmwandung nachweisbar. Ich nahm daher auch von jedem Versuch Abstand, der Frage nach der Resorption auf experimentellem Wege näher zu kommen, zumal ich bei anderen Arthropoden (Mehlwurm)

nicht den geringsten Erfolg damit erzielt hatte. — Mit Glück hat man bisher bei derartigen Gelegenheiten nur fein zertheilte feste Farbstoffe (Carminpulver), nicht aber flüssige angewandt. Setzen wir nun den Fall, dass die Hypodermis des Enddarms wirklich zur Resorption dient, so kann man aber nicht erwarten, dass durch die oft recht dicke, mit Poren u. s. w. nicht versehene Chitin-Cuticula feste Körper, und seien sie noch so klein, hindurchwandern.

Obgleich demnach an der Hand morphologischer Befunde ein positiver Beweis für die Resorption im Vorder- oder im Enddarm nicht geliefert ist und an der Hand derartiger physiologischer Versuche nicht geliefert werden kann, so möchte ich sie doch als wahrscheinlich bezeichnen. Man wird freilich einwerfen, dass die Hypodermiszellen als Chitinbilder schon ihre bestimmte Funktion haben, und dass man auf sie auch das beziehen könnte, was über die Epithelzellen des Mitteldarms oben gesagt worden ist. Die Chitinausscheinung ist aber, wie bekannt, keine stetige, findet bei Larven u. s. w. vielmehr nur innerhalb bestimmter Perioden, bei ausgewachsenen Hexapoden aber gemeinhin gar nicht mehr statt. Die Häutung geschieht während einer ganz kurzen Zeit, in welcher noch dazu keine Nahrung aufgenommen wird, und eine Resorption demzufolge nicht stattfinden muss. Während der übrigen Zeit hätten dann, wenn ich mich so ausdrücken darf, die Hypodermiszellen nichts zu thun und könnten dann wohl ihre resorbirende Thätigkeit ausführen. Man müsste ihnen dann die Eigenschaft beimessen, zwei verschiedenen Funktionen dienen zu können, welche aber keine unbestimmt wechselnden sind, sondern von denen nur die eine oder die andere zu gewissen Zeiten latent ist.

Es würde zu weit führen, die Frage wegen der Resorption hier noch weiter zu verfolgen; denn da sie ja eine ganz allgemeine ist und in dieser speciellen Weise alle Arthropoden angeht, so kann sie nur an einem allgemeinen umfangreichen Material gelöst werden, welches einen Vergleich der heterogensten Fälle gestattet.

Ich muss mich daher auch diesmal damit bescheiden, sie nicht gelöst zu haben, und muss wie früher damit schliessen, nämlich dass die Frage noch eine offene bleiben muss. Man sieht aber, wie sich hier weitere Anknüpfungspunkte für fortgesetzte Untersuchungen ergeben. Wenn man von dem leitenden Gedanken ausgeht, dass alle Arthropoden z. B. Nahrung zu sich nehmen müssen, abgesehen etwa von der kurzlebigen Eintagsfliege u. s. w., dass

ferner die meisten von ihnen die Nahrung erst verdauen müssen, während einige Schmarotzer sie wohl schon im resorbirbaren Zustande erhalten, und dass sie schliesslich sämmtlich das Verdaute (Pepton, Zucker, Fett etc.) zu resorbiren haben, so wird man den Verdauungstraktus der heterogensten Erscheinungen zu vergleichen haben, also den der einen Mitteldarm fast völlig entbehrenden Decapoden (namentlich Astacus, Scyllarus etc.) mit dem derjenigen schmarotzenden Isopoden[1]), wo nach Kossmann u. A., zwar der Mitteldarm verschwunden ist, wo aber seine Anhänge überaus mächtig entwickelt sind und die verdauende Funktion mit der resorbirenden zu vereinigen scheinen; und schliesslich wird man diejenigen Fälle noch hinzuzuziehen haben, wo der Enddarm fehlt und seine Funktion auf den Mitteldarm übertragen hat, wie dies bei Bienenlarven anzunehmen ist. So wird man sich erst ein klares Bild von dem weiteren Schicksal der zu resorbirenden Nahrung machen können, während wir vorläufig noch allzusehr im Dunkeln herumtappen.

Berlin, im April 1885.

Nachschrift.

Im Aprilheft des Quarterly Journal of mikroskopical Science Nr. XCVIII p. 183 ff. legt W. Baldwin Spencer in der Schrift „The Urinary Organs of the Amphipoda" die Ansicht nieder, dass die obengenannten Darmschläuche der Amphipoden den Malpighischen Gefässen der Hexapoden analog seien, obwohl auch er in Uebereinstimmung mit P. Mayer und Nebeski eine Homologie zurückweist. Da Spencer aber ausdrücklich erklärt, in den Concretionen keine Harnsäure gefunden zu haben, so kann doch wohl eine gleiche Funktion mit jenen Gefässen nicht gut behauptet werden.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel VIII und IX.

Tafel VIII Figg. 1 bis 11 incl. Querschnitte durch den Vorder- und Enddarm von Astacus, Scyllarus, Palinurus und Maja.

Fig. 1. Wulst im Enddarm von Scyllarus. Die Matrix besteht aus einem hohen und deutlichen Cylinderepithel, zwischen dessen Zellen sich zahlreiche und oft stark verästelte Bindegewebsfasern (Sehnen) hin-

1) Vergl. R. Bucholz. Die zweite Nordpolfahrt 1867 und 1870 etc. Die Crustaceen; ferner Fritz Müller, P. Fraisse und R. Kossmann.

ziehen, an welche sich die verstreut im Bindegewebe des Wulstinneren verlaufenden Muskelzweige ansetzen. Dieses Bindegewebe ist zellig, reichlich von Fasern durchzogen und enthält nur nach aussen hin einige mit koagulirtem Blut gefüllte Lacunen. — Die Ringmuskelschicht wird durch einen aus dicht verflochtenen welligen Fasern gebildeten Ueberzug begrenzt. In diesem verbreiten sich einzelne Blutgefässe. Vergr. 1 : 300.

Figg. 2 bis 8. Enddarm und Pylorusmagen von Astacus.

Fig. 2. Querschnitt durch den Enddarm mit seinen sechs gleich grossen Wülsten.

Fig. 3. Uebergangsstelle des Enddarms nach vorne in den Mitteldarm.

Fig. 4. Vorderster Theil des Mitteldarms, in welchen einzelne Theile des Magens hineinragen. Oben mündet die Mitteldarmtasche ein.

Fig. 5. Einmündungsstelle der beiden Gänge von der Mitteldarmdrüse (Leber) her.

Fig. 6. Schnitt durch den Pylorusmagen etwas vor jener Einmündung.

Fig. 7. Schnitt weiter vorn. Oben (dorsal) erscheint das vordere, sich blind schliessende Ende der Darmtasche.

Fig. 8. Ein Wulst aus dem Enddarm, stärker vergrössert. An der Basis jedes Wulstes ein starker längslaufender Muskelstamm. Das Bindegewebe ist locker und erscheint mehr faserig-maschig als zellig. — Blutlacunen sind nicht nachweisbar. Die Ringmuskelschicht ist kräftig. Vergr. 1 : 120.

Fig. 9. Enddarm von Palinurus. Das Bindegewebe ist sehr locker und enthält grosse und zahlreiche Blutlacunen. Die längslaufenden Muskelbündel sind zerstreut. — Intestinaldrüsen sind sehr vereinzelt und liegen meist an der dünnsten Stelle des Darmes.

Fig. 10. Bindegewebe vom Darm der Maja, in Perenyi'scher Flüssigkeit fixirt. Es besteht aus einzelnen vielfach mit einander verflochtenen Strängen von länglichen oder rundlichen Zellen, welch' letztere durch Fäserchen von einander getrennt sind. — In den Hohlräumen befinden sich vereinzelte freie Zellen (Blutzellen), deren Kern und Zellsubstanz sich deutlich von denjenigen ersterer Zellen unterscheiden. — Vergr. $^1/_{24}$" hom. Im. — Oc. 2.

Fig. 11. Enddarm von Maja. — Die kräftige Chitincuticula ist geschichtet und setzt die Zellgrenzen der Matrix fort. — Im Bindegewebe eingebettet liegen Complexe von zahlreichen und grossen Speicheldrüsen, zwischen denen starke längslaufende Muskelbündel hinziehen. Nach aussen sieht man schräg verlaufende Bündel. Sowohl dicht unter der Matrix wie aber noch viel mehr an der Peripherie befinden sich grosse Blutlacunen. — Vergr. ca. 1 : 150.

Fig. 12. Querschnitt durch den Anhang des Mitteldarms von Paguristes.
Abschnitt a Doppelfärbung mit saurem Carmin + Hämatoxylin,
„ b Färbung mit Hämatoxylin,
„ c Färbung mit saurem Carmin.

Tafel IX.

Mitteldarm von Astacus, Scyllarus, Maja, Dromia und Phronima.

Fig. 13. Epithel des Mitteldarms von Astacus. — Wasserimmers. B.

Fig. 14. Querschnitt durch den Mitteldarm von Astacus.

Fig. 15 bis einschl 26. Kern- und Zelltheilungen, sämmtlich mit Hülfe der Oelimmersion $^1/_{24}$" Winkel gezeichnet. — Hämatoxylin.

Fig. 15. Astacus. — Basalzelle. Halbirung des Kerns mittelst Abschnürung in der Richtung nach oben d. h. dem Darmlumen hin. — Picrinschwefelsäure.

Fig. 16. Maja. Höherliegende Basalzelle. Vom Kern ist nach oben hin ein kleineres Stück abgeschnürt. — Perenyi's Flüssigkeit.

Fig. 17. Maja. Basalzelle, Halbirung des Kerns in seitlicher Richtung Vergröss. 1 : 1000. Sublimat.

Fig. 18. Astacus. Basalzelle. Halbirung des Kerns in schiefer Richtung. Pikrinschwefelsäure.

Fig. 19. Astacus. Basalzelle. Oben am Kern ist ein kleineres Stück in schiefer Richtung abgeschnürt.

Fig. 20. Astacus. Mittlere Einschnürung des Kerns und des Kernhofes in seitlicher Richtung.

Fig. 21. Astacus. Basalzelle. Vollendete Halbirung des Kerns in seitlicher Richtung.

Fig. 22. Astacus. Basalzelle. Abschnürung eines Kern- und Kernhofstückes in schräg aufsteigender Richtung.

Fig. 23. Dromia. Höher liegende Zelle. Vollendete Halbirung des Kernes nach oben hin. — Sublimat.

Fig. 24. Maja, Darmtasche. Höher liegende Zelle. Abschnürung (Sprossung?) eines kleineren Kern- und Kernhofstückes in schräg aufsteigender Richtung.

Fig. 25. Astacus. Vollendete Halbirung des Kerns und des Kernhofes nach oben hin.

Fig. 26. Astacus. Basalzelle mit 2 Kernen, die nicht genau in derselben Schnittebene liegen.

Fig. 27. Mitteldarm von Scyllarus. Doppelfärbung mit Hämatoxylin und saurem Carmin. Die Kerne der grossen Zellen enthalten nur wenig Chromatin, die der Basalzellen färben sich dagegen kräftiger. — Sublimat. Vergr. 1 : 600.

Fig. 28. Mitteldarm von Maja. Junge Zellen in mehreren Stadien. In Wirklichkeit sind sie hier nicht so zahlreich, sondern nur der Raumersparniss wegen in der Zeichnung enger zusammengerückt. Vergr. 1 : 350.

Fig. 29. Maja, Härchensaum der Epithelzellen. Oelimmm. $^1/_{24}$. — Sublimat.

Fig. 30. Darmanhang von Dromia. Vergr. 1 : 300.

Fig. 31. Mitteldarm der Phromina, von der Fläche gesehen. Indirekte Kerntheilungen in mehreren Stadien.

Fig. 32. Dasselbe. Secernirende Zellen mit Concretionen.

(Aus dem histiologischen Laboratorium in München.)

Die pseudomenstruirende mucosa uteri nach akuter Phosphorvergiftung.

Von

Martin Overlach, cand. med.

Hierzu Tafel X und XI.

Am 23. December 1883 kam in dem pathologischen Institut zu München der Leichnam eines fünfundzwanzigjährigen Mädchens zur Sektion, welches nach 30stündigem Aufenthalt im hiesigen Krankenhause an akuter Phosphorvergiftung zu Grunde gegangen war. Stattgehabte Blutung aus den Genitalien und blutiger Inhalt der Scheide deuteten auf einen zur Zeit des exitus letalis menstruirenden Uterus, wesshalb dieses Organ alsbald nach der Sektion in frischem Zustand dem anatomischen Institut zum Zweck mikroskopischer Untersuchung übersandt, daselbst in Müller'scher Flüssigkeit und später in Alkohol gehärtet wurde. Durch die Güte des Herrn Professor Kupffer erhielt ich etwa 4 Wochen nach der gedachten Section den Uterus in gutgehärtetem Zustand zum Zweck genauer histologischer Untersuchung. Den Ergebnissen dieser stelle ich aus leicht motivirbaren Gründen die Krankengeschichte und den Sectionsbericht in ihren wesentlichen Theilen voran.

1. Krankengeschichte.

„Therese R. Näherin, 25 Jahre alt. Patientin wird am 21. 12. 83 gegen 6 Uhr Abends im Zustande tiefsten Collapsus nach dem Hospital verbracht. Bei dem vorgenommenen Krankenexamen fällt sofort ein der Exspirationsluft und dem ganzen Körper anhaftender intensiver Phosphorgeruch auf, ausserdem grosse Empfindlichkeit der Magengegend und rechten unteren Brusthälfte. Es wird von der Kranken das Geständniss gewonnen, dass dieselbe

heute Mittag eine grosse Anzahl von Schwefelhölzern in Bier zu sich genommen habe. Nach Einführung der Magensonde wird eine grosse Menge etwa $^1/_2$ cm grosser, an der Grenze des Schwefels abgeschnittener Zündhölzer theils durch die Magenpumpe, theils durch spontane Brechbewegungen gewonnen. Das Motiv des Selbstmordversuches scheint miseria vitae, Arbeitslosigkeit, gewesen zu sein. In den erzielten Stühlen werden ebenfalls grosse Mengen von Schwefelhölzern vorgefunden. Nach der Magenausspülung ist Pat. sehr angegriffen und verfällt rasch, erholt sich aber nach 0,6 Campher subcutan wieder einigermassen.

22. 12. 83. Subnormale Temparatur, Kühle der Extremitäten, Puls äusserst klein, 104, sehr weich, leicht unterdrückbar. Exspiration oberflächlich. Körperdecken zeigen gelblich graue Verfärbung, Conjunktiva und Sclera ebenfalls gelblich pigmentirt. Mässige Somnolenz. Brennender und drückender Schmerz in der Magengegend, der nach rechts in das Hypogastrium ausstrahlt. Mässiger Brechreiz. Sichtbaren Schleimhäute blutleer und etwas livide verfärbt. Papillen beiderseits etwas eng, reagiren jedoch auf Lichteinfall prompt. Herzaktion bisweilen in der Frequenz wechselnd, Töne deutlich und rein. Epigastrium und Hypochondrium druckempfindlich. Leber erscheint im Aufriss klein. Exspirationsluft enthält deutlich durch den Geruch erkennbaren Phospsor. Rapide Abnahme der Herzenergie und exitus letatis $12^1/_4$ Nachts.“

2. Sectionsbericht.

23. 12. 83. Anatomische Diagnose: Phosphorvergiftung. Nierenkeile. Massenhafte Köpfe von Phosphorschwefelhölzern im Magen, Dünn- und Dickdarm.

Mittelgrosse, mässig kräftig gebaute Leiche. Haut blass. Bulbi gelblich. Haut über den mammae faltenreich, mammae hängend, Abdomen flach, ohne striae.

Die vulva, das perineum, und die Innenfläche beider Oberschenkel sind belegt mit Blut, welches in der Vagina noch flüssig und dünn ist, sonst aufgetrocknet. Am linken Knöchel tief greifende Excoriation in 5 Pfennigstück grossem Umfange, mit flüssigem Blut belegt. Ebenso in der Gegend der Achillessehne und am Rücken der 4. rechten Zehe, endlich noch am malleolus internus sinister, überall bedeckt mit flüssigem, kirschrothen Blut. Mässige Todtenstarre, dunkle Todtenflecke rückwärts, an den unteren Extre-

mitäten auch nach vorne. Im Becken etwa 3 Esslöffel klares, gelbliches Serum und Dünndarmschlingen. Magen bedeutend ausgedehnt, enthält graugrüne Flüssigkeit mit etwa 0,60—1 cm langen Köpfen von Phosphorschwefelhölzern. Im Duodenum und jejun. graugrünlicher Speisebrei. Anfangstheil des Ileum leer. Am Ende desselben einzelne Zündhölzchen. Der letzte Theil des Dickdarm contrahirt enthält braungelben, zähen Koth. Auch hier noch wenige Fetzen von Zündhölzern.

Leber normal gross; in den Gefässen dunkles Blut, welches flüssig ist. Farbe der Leber: hellbraunroth. In der Gallenblase hellgelbe Galle. Pleurahöhlen beide leer. Obere Lungenlappen beide leicht emphysematös, trocken; rechter entleert helles lackfarbenes Blut. Ebenso beide Unterlappen. In den Bronchien unbedeutender Belag von flüssigem kirschrothem Blut, in der pulmonal. flüssiges hellrothes Blut. Herz etwas nach links gelagert, r. V. beträchtlich verbreitert; in ihm dunkler Cruor und ziemliche Mengen dünnflüssigen kirschrothen Blutes. Im linken dasselbe; das flüssige Blut etwas dunkler. Milz ziemlich vergrössert, Gewebe derb, dunkel, Trabekeln deutlich. Harnapparat: linke Niere normal gross, auf Querschnitt dunkelrothe Keile. Rechte Niere etwas grösser als linke. Oberfl. mehr glatt. Harnblase vollständig contrahirt. Genitalien: Uterus nach rechts gelagert, anteflektirt, steht mit dem fundus grade nach vorn; der rechte Eierstock nach aussen und hinten. Im rechten Ovarium mehrfache kleine Cysten, linkes normal gross.

Aus drei Gründen glaube ich bei dem vorliegenden Falle normale Menstruation in Zweifel ziehen zu müssen: erstens, weil die Todesursache akute Phosphorvergiftung war; zweitens, weil kein geplatzter Follikel vorhanden ist; drittens, weil, wie wir sehen werden, die mikroskopische Untersuchung schwerwiegende Abweichungen von den histologischen Befunden bei normaler Menstruation — wenigstens wie diese in den massgebenden neueren Arbeiten betont wird — ergiebt. Weil ich aus diesen drei Gründen leider nicht allen durch die Untersuchung erzielten Resultaten Gültigkeit für den normalen Menstruationprozess beimessen zu dürfen glaube, halte ich es für correkter und in Hinsicht auf die drei genannten Thatsachen gewissenhafter gehandelt, den vorliegenden menstruellen Prozess zu jenen speciell bei Phosphor-

vergiftung[1]) beobachteten, mit einer der menstruellen gleichen Schwellung der Uterusschleimhaut auftretenden, von Virchow bekanntlich als „Pseudomenstruation“ bezeichneten Fällen zu rechnen, und im Folgenden mit diesem Namen zu belegen.

Die Resultate, zu welchen unsere Untersuchung führte, sind in Kürze folgende:

1. Als Ursache der menstruellen Blutung ist venöse Stauung, bewirkt durch Compression der Venen in der muscularis uteri, als Art der Blutung ist eine capilläre (und zwar im Gewebe durch Diapedesis, an der Oberfläche durch Zerreissung) constatirbar.
2. Eine Bildung decidualen Gewebes, bestehend im Auftreten ausgeprägter Decidualzellen, ist unabhängig von Gravidität möglich, da sie im vorliegenden Falle zur Beobachtung gelangt.
3. Die decidualen Zellen sind nicht bindegewebigen, sondern epithelialen Ursprungs.
4. Die mucosa cervicis ist durch Bildung und Auftreten decidualer Zellen, sowie durch vermehrte und specifische Schleimsekretion am Pseudomenstruationsprozess energisch betheiligt.

Diese Ergebnisse, welche einerseits für die Kenntniss der decidualen Gewebsbildung, andererseits für das Verständniss des menstruellen Prozesses Bedeutung haben, sind vorweg aufgeführt, um zu motiviren, warum die vorliegende Abhandlung zur öffentlichen Mittheilung berechtigt sein dürfte.

Der mit Tuben und Ovarien exstirpirte Uterus wird in der Mittellinie gespalten und durch leises, vorsichtiges Abspülen in Müller'scher Lösung des grösstentheils dünnflüssigen, blutig gefärbten Inhaltes entleert. Letzterer enthält, wie die mikroskopische Untersuchung ergiebt, keinerlei grössere Membranstücke, eben so wenig ein Eichen. Kleine, kaum 1 mm breite membranöse Fetzchen zeigen so minimale Resistenz, dass sie schon durch leise Uebertragung auf den Objektträger mittelst einer Nadel in Par-

1) J. Wolffs, Diss. inaug. Berlin 1868. — Schultzen und Riess, Annalen des Charité-Krankenh. Bd. XV. Berlin 1869. Wegner, Verhandlg. d. Berlin. geburtshlf. Gesellsch. vom 10. Mai 1870. — Vetter, Virchow's Archiv für path. Anatomie Bd. LIII. Heft 2 u. 3.

NB. Diese literarischen Daten fand ich in „Haussmann's Lehre v. d. Dec. menst.“, p. 69.

tikelchen zerfallen; offenbar hat Ausstossung einer decidualen Haut nicht statt gehabt. Als feste Bestandtheile finden sich im flüssigen Inhalt unter dem Mikroskop grosse Mengen rother Blutkörperchen, cylindrische, theilweise mit gut erhaltenen Cilien besetzte Epithelien, wenige aber schön ausgeprägte Becherzellen, zahlreiche, scharf contourirte, grosskernige Rundzellen von verschiedenem Charakter, und endlich einzelne spindelförmige Bindegewebszellen mit länglichem Kern und dünnen Ausläufern.

Diese Bestandtheile deuten auf einen Zerfall, resp. Abstossung der oberflächlichsten Parthien der mucosa uteri, und zwar der des fundus und corpus, denn die Cervixoberfläche zeigt makroskopisch keinerlei Veränderung oder Läsion, wohl aber fundus und corpus.

Einen am frischen wie am gehärteten Organe makroskopisch deutlich sichtbaren, braunrothen Belag, welcher die ganze Innenfläche des fundus und corpus uteri gleichmässig[1]) (1,5 mm hoch) bedeckt, auf der Oberfläche mit sehr feinen Pünktchen (Oeffnungen!), stellenweise mit unbedeutenden Zerklüftungen versehen ist und in scharfer Abgrenzung am innern Muttermund in einer Mächtigkeit von 2 mm steil endet, bezeichne ich als „Decidua pseudomenstrualis", aus Gründen, die ich später erörtere.

Die zum Zwecke der mikroskopischen Untersuchung angefertigten, senkrecht zur Schleimhautoberfläche geführten, dünnen Schnitte lassen ohne Schwierigkeit die Decidua pseudomenstrualis als identisch mit der durch den menstruellen Prozess modificirten mucosa fundi et corporis erkennen.

Die Dicke der Schleimhaut schwankt zwischen 1,5 und 2 mm, steigt in der Richtung vom fundus zum os uteri internum. Die Verengerung des cavum am os internum dient der Decidua gewissermassen als Stütz- und Ansatzpunkt, an welchem sie beginnt. Die Oberfläche ist des Epithels beraubt, nur hie und dort finden sich zwei bis fünf vereinzelte, flimmerlose Cylinderepithelien, welche durch ihre Ausdehnung die Höhe, in der das Epithel der Schleimhaut sich befand, bezeichnen und dadurch ermöglichen, die Grösse der Substanzverluste an der Schleimhautoberfläche zu bestimmen. Letztere ist uneben, das Interglandulargewebe ragt, des Epithels beraubt, fetzig in das cavum uteri hinein, doch sind die Substanzverluste desselben äusserst gering, nirgends beträchtlich.

---

1) Also nicht in Form des von Reichert zuerst beschriebenen, von Leopold bestätigten, nach den Seiten abfallenden Hochplateau's.

Die quer- oder schräggetroffenen Drüsenschläuche zeigen sämmtlich ein klaffendes Lumen und starke Schlängelung. Das niedere prismatische Epithel ist in den meisten erhalten, trägt particll noch intacte Flimmercilien. Gestalt und Grösse der Zellen sind durchweg normal. Zuweilen ist das Epithel von der Drüsenwand gelöst, liegt als eingeknickter Ring im weiten Lumen, oder ragt armförmig von der Wandung hinein. Selten fehlt es ganz; in diesem Falle erscheinen die Drüsenlumina einfach als Löcher, direkt umgeben vom interglandulären Gewebe; einer Membrana propria entbehren alle Drüsen.

Die Schlängelung der Drüsenschläuche ist bald mehr, bald weniger stark ausgeprägt. Die Mündungen entbehren, entsprechend dem Habitus der Schleimhautoberfläche, der äussersten Epithelien. Eine oberflächliche und eine tiefe Schleimhautregion, von denen auf erstere $^2/_3$, auf letztere $^1/_3$ der Mukosadicke fallen, differiren in Anordnung und Weite der Drüsenschläuche. Es zeigt sich nämlich die Weite der Lumina als sehr bedeutend in der Tiefe der Mucosa, nahe der muscularis, beträgt daselbst 0,084 mm und mehr, während die innere Region durchweg enge, schmale, spaltförmige Drüsenlöcher aufweist. Dementsprechend verhalten sich umgekehrt die interglandulären Parthieen, dominiren auf allen Schnitten in der oberflächlichen, nehmen in der tiefen Region nur etwa $^2/_3$ des Flächenraumes der mucosa ein. Mithin prävaliren in der äusseren Schleimhautschicht durchweg die hier etwa 0,09 mm von einander entfernten Drüsen, in der inneren das interglanduläre Zellgewebe, und wir haben annähernd das Bild einer Drüsen- und einer Zellenschicht der Decidua pseudomenstrualis.

Das interglanduläre Gewebe trägt noch weit eklatanter den Charakter eines „embryonalen" Gewebes zur Schau, als solches schon an der normalen mucosa uteri der Fall ist; es zeigt den zelligen Charakter der normalen Schleimhaut, doch ist die Quantität der Zellen enorm vermehrt, eine lagert dicht neben der anderen, und alle zusammen bilden einen das ganze Gesichtsfeld eng erfüllenden Complex; nirgends ist ein Reticulum, ein fibrilläres Bindegewebe, eine elastische Faser sichtbar, nur Massen von Zellen, deren Kerne oft so nahe an einander liegen, dass für Zellprotopalsma gar kein Raum gegeben zu sein scheint. In der That ist an diesen runden und spindelförmigen Zellen der Protoplasmaleib so schmächtig, dass man an ungefärbten Schnitten oder bei unge-

eigneter Behandlung, z. B. mit Hämatoxylin, noch bei 300facher Vergrösserung nur mehr weniger runde und spindelförmige freie Kerne vor sich zu haben glaubt. Erst nach Behandlung mit Alauncarmin, Marron oder Picrocarmin werden unter 600facher Vergrösserung die Rundzellen als solche durch eine ganz spärliche, die Kerne umschliessende Hülle hellen Zellprotoplasma's erkennbar, und an den Spindelzellen erscheinen die von einem gleich minimalen Zellleib auslaufenden fadenförmigen Fortsätze. Diese langgestreckten Faserzellen sind die einzigen, einem Bindegewebsgerüste durch ihre Fortsätze nahe stehenden Gebilde der Decidua und construiren vielleicht durch Verschlingung ihrer Ausläufer annähernd ein die rundlichen Elemente bergendes und stützendes Netzwerk.

Der Durchmesser einer Rundzelle beträgt bis 0,0056 mm, eine Ausdehnung, von der der Kern zum mindesten $^2/_3$ beansprucht. Dieses Verhältniss zeigt uns auf den ersten Blick, dass die in Rede stehenden Zellen nicht specifische Gebilde der pseudomenstruirenden Mucosa, sondern einfach jene (an Zahl stark vermehrten) kleinen Rundzellen der normalen und normal menstruirenden Uterusschleimhaut sind, denen dieselbe ihre Bezeichnung als „embryonales Gewebe" hauptsässlich verdankt.

Ausser diesen Gebilden treten, wiederum aber erst bei geeigneter Behandlung dünner Schnitte, vollständig andersartige, von den eben geschilderten scharf differenzirte Elemente der Decidua pseudomenstrualis hervor in Gestalt einer Zellengattung sui generis. Es sind dies schöne grosse Rundzellen mit scharfen abgerundeten Contouren, grossem, dunklem, rundem Kern und breitem, hellem, ganz fein granulirtem Protoplasmaleib. Diese Zellen haben im Mittel einen Durchmesser von 0,014 mm; der scharf markirte Kern liegt vorwiegend in der Mitte des hellen Zellprotoplasma's, von dem er sich auch durch dunkle Granulation prächtig abhebt; sein Durchmesser beträgt am häufigsten $^1/_3$ des Zelldurchmessers, oft auch nur ein viertel. Die kleinsten der in Rede stehenden Zellen sind 0,01 mm, ihre Kerne 0,0042 mm gross.

Diese specifischen Zellen liegen zahlreich zwischen den übrigen Gewebselementen und treten vorwiegend auf in der Nähe der Schleimhautoberfläche, bald in dichten Haufen vereint, wo Zelle an Zelle gedrängt ist, bald mehr weniger durch zwischenliegende Spindel- und kleinere Rundzellen von einander getrennt. Im er-

steren Falle resultiren durch den gegenseitigen Druck deutlich polygonale Contouren, während die isolirte Zelle ihre schöngerundeten Formen bewahrt hat. Zweimal fand ich diese Zellen haufenweise im weit klaffenden Drüsenlumen; ob sie durch das Epithel hindurch getreten, oder von der zerfetzten Schleimhautoberfläche aus mechanisch in den Schlauch hineingespült sind, steht dahin. Fig. 5, Tafel X zeigt das eine dieser Bilder; der Schnitt war mit Picrocarmin gefärbt. Ausdrücklich muss ich wegen dieses Bildes betonen, dass eine Beziehung der Drüsenepithelien zur Bildung dieser Zellen durchaus negirt werden muss. Ueberhaupt bieten die Elemente des corpus gar nichts zur Beantwortung der Frage nach dem Zellursprung; dass derselbe ein bindegewebiger sei, ist mir höchst unwahrscheinlich.

Die Schärfe der Contouren, der helle, fein gekörnte, breite Protoplasmaleib, der immerhin grosse, dunkle, runde Kern, kurz, der ganze eigenartige Habitus dieser in Rede stehenden Zellen führt im Verein mit dem Ort ihres Auftretens zu der Gewissheit, dass dieselben völlig identisch sind mit den von Kölliker, Friedländer, Leopold und anderen in der Decidua vera der ersten Schwangerschaftswochen, mit den von Haussmann, Schroeder, Saviotti in der wirklichen Decidua menstrualis, mit den von Wyder, Hegar und Maier in der pathologischen Decidua bei Abortus nachgewiesenen, von Friedländer mit dem Namen „Decidualzellen“ belegten Gebilde! Ich gebe hier der Kürze wegen nur Kölliker's bezügliche, äusserst treffende Worte aus seiner Beschreibung der Decidua vera[1]): „Die runden, von mir zuerst (Erste Aufl. S. 440) genauer beschriebenen Zellen, die man, weil sie besonders bezeichnend sind, mit Friedländer „Decidualzellen“ nennen kann, sind schön und gross, meist kugelrund, mit scharfen Contouren, wie wenn sie eine besondere Membran besässen, und mit deutlichen Kernen und Kernkörperchen. (Man vergleiche die von den ähnlichen Zellen der Decidua menstrualis gegebene Abbildung in der Arbeit meines Schülers und Freundes Saviotti über die Decidua menstrualis.) Dieselben erinnern theils an Knorpel-, theils an Epithelzellen, und zwar an letztere besonders dann, wenn sie Andeutungen polygonaler Begrenzungen zeigen, was hier und da vorkommt.“ Diese Worte Kölliker's passen genau auf die gedachten grossen

1) Kölliker, Entwicklungsgesch. d. Mensch. etc. Leipzig 1879, p. 326.

Rundzellen der pseudomenstruirenden mucosa. Am schlagendsten ist der Hinweis auf ihre Aehnlichkeit theils mit Knorpel, theils mit Epithelzellen (cf. Taf. XI, Fig. 49). Auch ich nenne sie fortan „Decidualzellen.“.

Die Kenntniss des soeben mitgetheilten Befundes, des Auftretens der Decidualzellen in der pseudomenstruirenden Mucosa corporis, ist als solche vom histiologischen und pathologisch-histiologischen Standpunkt aus interessant, dürfte aber ausserdem von einer weittragenden Bedeutung sein, deren Erörterung hier am Platze ist. Vorher muss ich jedoch auf die Mittheilung der Gründe eingehen, welche mich bewogen, die vorliegende Mucosa corporis als „Decidua pseudomenstrualis“ zu bezeichnen.

Wyder's nicht zu unterschätzendes Verdienst ist es, vor den folgeschweren Irrthümern gewarnt zu haben, welche der Name „Decidua menstrualis“ bei zu weit ausgedehntem Gebrauch hervorrufen kann und thatsächlich schon hervorgerufen hat.

Vordem Wyder's „Beiträge zur normalen und pathologischen Histiologie der menschlichen Uterusschleimhaut“ [1]) erschienen, ist die Benennung „Decidua menstrualis“ der normal menstruirenden, ferner auch der durch endometritische Prozesse aller Art modificirten mucosa uteri, und endlich noch den verschiedenartigsten, aus dem Uterus entleerten Häuten, mochte die Ursache ihrer Ausstossung wie ihre Gewebsstruktur sein, welche sie wollte, beigelegt, ein Missbrauch, der aus dem Mangel genauer histiologischer Kenntniss der normal menstruirenden, wie der pathologischen mucosa uteri, und zweitens aus dem Mangel einer eingehenden Vergleichung der gedachten Gebilde resultirte. Diesem Mangel haben Leopold und Wyder abgeholfen; wir kennen heute die Gewebsstruktur der mucosa uteri bei normaler Menstruation, bei vielen endometritischen Prozessen, bei mehreren Fällen einer Dysmenorrhoea membranacea. Auf diesem Standpunkt aber sind wir befähigt und daher verpflichtet, an alle von der Norm abweichenden Veränderungen der mucosa, durch welche Ursachen auch immer sie gesetzt wurden, heranzutreten mit dem Bewusstsein, dass von einer „Decidua“ nur die Rede sein darf, wo wirklich deciduales Gewebe vorliegt. Und hiermit ist der Grund gegeben, warum ich der mir vorliegenden mucosa uteri den Namen

1) Archiv für Gynaekologie, Bd. XIII. Berlin 1878.

„Decidua“ pseudomenstrualis zuerkennen musste. Erstens annähernde Differenzirung einer Zellen und Drüsenschicht, zweitens der Habitus der Drüsen (starke Schlängelung und weite Lumina in der Tiefe), drittens, und dieses ist stets das Kardinalkriterium, das Dasein der Decidualzellen stellen die Bildung wirklichen „decidualen“ Gewebes als sicher vorliegend fest.

Ich wende mich jetzt zu der Erörterung meiner Behauptung, dass der constatirte Befund der Decidualzellen bei pseudomenstruirender Mucosa uteri nicht allein als solcher vom histiologischen Standpunkt interessant, sondern ausserdem von weittragender Bedeutung sein dürfte.

Einer endgültigen Entscheidung entbehrt noch heute die wichtige, schon viel diskutirte Frage, ob von den verschiedenen Membranen uterinen Ursprungs, deren Ausscheidung in Form einer Dysmenorrhoea membranacea beobachtet wurde, alle diejenigen, welche wirklich deciduale Gewebsstruktur aufweisen, als Abortus, sei es bei extra- oder intrauteriner Gravidität, zu erklären sind, oder aber ob auch bei anderen Ursachen, bei Menstruation und bei endometritischen Prozessen die Bildung eines Gewebes mit decidualem, das bedeutet grosszelligem Charakter erfolgen kann. Das Vorkommen dieses Prozesses wird als sicher constatirt von Hausmann[1]), Saviotti[2]), Schroeder[3]), angefochten von Kölliker[4]), entschieden in Abrede gestellt von Wyder[5]). Haussmann sagt: „Simpson (Edinburgh medical Journal. Septb. 1846) wies zuerst hauptsächlich auf Grundlage der Drüsenlöcher und Gefässe die mikroskopische Uebereinstimmung der bei der Decidua menstrualis entfernten Häute mit den bei Fehlgeburten sich ablösenden nach, welche Beobachtungen durch Oldham, Virchow und andere in meiner Abhandlung über Decidua men-

1) Haussmann, Geschichtl. Untersuch. ü. d. glandd. utricc. Archiv f. Anat., Physiol. u. wissensch. Med. Jahrgang 1874. p. 259. — Haussmann, Die Lehre der Dec. menstr. Beiträge z. Geb. u. Gynäk. Berlin 1870. Bd. I. p. 192 etc.

2) Saviotti, Beitr. z. Kenntniss d. Decidua menstr. Scanzoni's Beiträge z. Geb. u. Gyn. Würzburg 1869. Bd. VI. p. 219 etc.

3) Schroeder, Krankh. d. weibl. Geschl. 2. Aufl. p. 314.

4) Kölliker, Mikroskop. Anat. 1854. Bd. II. Theil II. p. 451.

5) Wyder, Beitr. z. norm. u. path. Hist. d. menschl. Uterusschl. Archiv f. Gynäk. Bd. XIII. Heft I.

strualis aufgeführte Autoren bestätigt wurden." In dieser Abhandlung bestätigt alsdann der Autor auch selbst auf Grund geeigneter Präparate die Bildung decidualen Gewebes an den bei Menstruation ausgestossenen Häuten, denn es heisst in Bezug auf diese: „neben den Zellen des Bindegewebes sieht man ferner zahllose runde oder rundliche freie Zellen in dichten Haufen vereinigt, bisweilen auch zwischen den übrigen Elementen zerstreut; sie haben einen Durchmesser von 0,006 bis 0,012 mm und einen meist 0,004 bis 0,008 mm grossen Kern. Diese Rundzellen finden sich in ungeheurer Menge etc."

Die Fälle von Schroeder und Saviotti beziehen sich auf Säcke, die ebenfalls mit der Menstruation ausgestossen wurden und wirkliches Decidualgewebe präsentiren, letzteres wiederum sicher wegen des Daseins der specifischen 0,0094 bis 0,0141 mm (nach Saviotti) grossen Decidualzellen, von denen bei Saviotti auch ausdrücklich bemerkt ist, sie „bieten eine grosse Aehnlichkeit mit denen einer Decidua vera aus dem ersten Monate der Schwangerschaft, nur dass diese bald grösser werden." Zu den Gegnern der citirten Autoren zählen, wie gesagt, Kölliker und Wyder. Kölliker[1]) erklärt: „es ist nicht zu bezweifeln, dass, wie Kiwisch und Scanzoni gesehen haben, manchmal auch die Mucosa (bei Menstruation) ausgetrieben wird, allein in solchen Fällen möchte wohl immer eine Retention der Menses oder eine Schwangerschaft im ersten Monat" — letztere wird also vom Autor jedenfalls immer da angenommen, wo die ausgetriebene Mucosa deciduale Gewebsbildung zeigt — „vorhanden gewesen und hierdurch die Loslösung der Schleimhaut sich erklären." Wyder lässt in seiner Abhandlung, welche wohl sehr inhaltsreich und eingehend ist, leider aber die Literatur wenig berücksichtigt, auch Haussmann's genannte „Lehre von der Dec. menstr." bedauerlichst unerwähnt. Dagegen erklärt der Autor[2]) sowohl Saviotti's, als Schroeder's Decidua menstrualis als „Ausdruck einer in ihrem Verlaufe unterbrochenen Schwangerschaft", erstere, weil bei derselben eine Anamense, die „allenfalls noch im Stande gewesen wäre, den endometritischen Ursprung der ausgestossenen Membran darzuthun, ganz unberücksichtigt geblieben ist"; letztere, also

1) Kölliker, Mikroskop. Anatomie. Bd. II. Theil 2. p. 451. 1854.
2) Archiv für Gynaekologie. Bd. XIII. p. 47. Berlin 1878.

Schroeders, einmal weil der untersuchte Sack von einer stillenden Wöchnerin ausgestossen ward, bei der die „Periode länger als sonst ausgeblieben war", ferner weil „nur ein einmaliger Membranabgang beobachtet wurde." Ich wage ein Urtheil über die beiden in Rede stehenden Fälle nicht abzugeben, erkläre jedoch, dass ich zu der Ansicht neige, diese Fälle liessen sich auf endometritischen Ursprung zurückführen, dass mir dieser Ursprung noch annehmbarer erschien, — und nun komme ich zum Ziele dieser Diskussion — nachdem ich deciduale Gewebsbildung an der mucosa des mir zum Objekt dienenden Uterus constatirt hatte. Für diesen Uterus ist Gravidität glücklicher Weise mit Sicherheit, normale Menstruation leider mit Wahrscheinlichkeit (wegen Fehlens eines geplatzten Follikels und wegen der Todesursache) zu exkludiren. Aber wenn auch nicht als Folge des normalen, so liess sich doch als Folge eines Pseudomenstruationsprozesses, immerhin als eines von Gravidität unabhängigen Vorganges deciduale Gewebsbildung hier feststellen und dadurch die Auffassung widerlegen, dass diese Bildung stets an die Existenz eines zur Befruchtung gekommenen Ovulums gebunden sei! Hierin ruht die Bedeutung des Auftretens der Deciduazellen in der nach akuter Phosphorvergiftung pseudomenstruirenden Mucosa uteri. Ich kehre jetzt zurück zu den Strukturverhältnissen der letzteren.

Die aus den drei beschriebenen Elementen, den quantitativ vermehrten kleinen Rundzellen und Spindelzellen der normalen Mucosa, und den doppelt, dreifach so grossen Decidualzellen zusammengesetzte Schleimhaut zeigt schon makroskopisch eine an der Oberfläche beginnende, bis über die halbe Dicke sich erstreckende dunkle, nach Färbung mit Picrocarmin hellgelbe, mit Hämatoxylin graugelbe Färbung des Gewebes, und zwar, wie die mikroskopische Betrachtung ergiebt, als Ausdruck einer in dieser Region vorliegenden, äusserst starken Infiltration des Gewebes mit extravasirten rothen Blutkörperchen.

Der Charakter dieser Hämorrhagie ist ein durchweg diffuser; es sind nicht etwa einzelne abgegrenzte, kleinere oder grössere Herde vorhanden. Dass eine Blutung durch oberflächliche Capillarzerreissung stattgefunden, dürfen wir aus der zerfetzten Beschaffenheit der ihres Epithels beraubten Oberfläche sowie aus dem blutigen Inhalt des cavum corporis ohne weiteres schliessen. Um aber erstens Art und zweitens Ursache der im

Gewebe, und zwar, wie ich noch einmal bemerke, bis zur halben Tiefe der Mucosa sichtbaren Hämorrhagie zu erkennen, fassen wir die Beschaffenheit der Gefässe in's Auge.

Die Arterien und Venen stehen in schroffem Contrast. Die Arterien verlaufen scharf geschlängelt, haben eine dicke Muscularis und durchweg enges Lumen. Dies gilt von den oberflächlichen, von den tiefen, und von denen der Muscularis uteri. Die Durchschnittsweite beträgt nur 0,0209 mm, die grösste von mir gefundene Weite 0,0348 mm; das betreffende Gefäss war 0,667 mm von der Deciduaoberfläche entfernt, also ganz in der Tiefe gelegen. Bei einem 0,0139 mm betragenden Arterienlumen beläuft sich die Mächtigkeit der Wandung auf 0,0195 mm, ist also sehr bedeutend. Die stärkste Arterie der Muskulatur zeigte sogar eine Wandung von 0,035 mm bei einem Lumen von 0,069 mm, und dieses in einer Tiefe von 3,163 mm unter der Schleimhautoberfläche, von 1,379 mm unter der Grenze der Schleimhaut gegen die Muscularis. Diese Zahlen ergeben, wie gesagt, durchweg mächtige Wandung und relativ enges Lumen der zuführenden Gefässe, deren Inneres spärliche Blutkörperchen aufweist.

Ein ganz anderes Bild bieten die Venen. Prall gefüllt von rothen Blutkörperchen präsentiren sie sich in allen Schichten der Mucosa als kolossal weite, dünnwandige, wenig geschlängelte Schläuche. Unmittelbar unter der Oberfläche, fast freiliegend, boten sie noch ein Kaliber von nicht weniger als 0,08 mm; in dieser Stärke liegen sie an vielen Stellen zu 3 bis 5 auf engem Raum beisammen, während nur eine oder höchstens zwei kleine Arterien in der Nähe zu erspähen sind. Ueberall bietet die Mucosa uteri das gewöhnliche Verhältniss zwischen zu- und abführenden Gefässen, das Prävaliren der Venen vor den Arterien! Die Grössendifferenz der oberflächlichen und tiefen Venen ist unbedeutend, die Weite betrug bei 0,4 mm Entfernung von der Oberfläche 0,083 mm, also wenig mehr, als bei den fast freiliegenden. Das weite Lumen aller Venen ist, wie ich noch einmal ausdrücklich hervorhebe, von rothen Blutkörperchen prall ausgefüllt. Das gleiche gilt von den stark dilatirten Capillaren. Das interessante und zur Erklärung des vorliegenden Prozesses wichtige Bild dieser starken Gefässinjektion bei gleichzeitiger diffuser Infiltration des Gewebes habe ich in Fig. 3 auf Tafel X so wiedergegeben, wie es sich ausnimmt bei Färbung mit

Hämatoxylin. Die Abbildung zeigt zugleich das verschiedene Verhalten von Venen und Arterien.

Die an den Gefässen constatirten Verhältnisse lassen uns ohne Weiteres einen Schluss machen auf Blutung aus Capillaren und kleineren Venen, bewirkt durch starke venöse Stauung. Betreffs der Art dieser Blutung muss ich mich trotz widersprechender Angaben entschieden für eine solche per diapedesin erklären. Wyder[1]) sagt in Bezug auf zwei Fälle von normaler Menstruation: „Die Frage, auf welchem Wege die Blutkörperchen in's Interglandulargewebe gelangt sind, entscheidet sich zu Gunsten des Austritts durch die zerrissene Gefässwandung. Obgleich man an unseren Präparaten auch auf Bilder stösst, die den Schluss auf Austritt per diapedesin sehr nahe legen, wagen wir es doch nicht, diese Art der Blutung auch für unsere Fälle gelten zu lassen: ein Riss in der Gefässwandung kann unserer Beobachtung z. B. dadurch entgangen sein, dass sich derselbe nach stattgehabter Blutung wieder geschlossen hat." Dieses „sich wieder geschlossen haben" ist mir bei der fortbestehenden prallen Injektion der Gefässe — und diese Injektion bestätigt auch Wyder — äusserst unwahrscheinlich, einfach wegen sehr wahrscheinlicher Ausfüllung des Risses mit nachdrängenden Blutkörperchen. Ich erkläre mich für Bluterguss per diapedesin, erstens weil ich wie Wyder und alle anderen keine Zerreissung constatiren konnte, zweitens keinen Faktor finde, der auf die Cohäsion der Gefässwände einwirken, die Widerstandsfähigkeit herabsetzen und so eine Ursache für Zerreissung liefern könnte. Als etwaiger derartiger Faktor liegt die von Williams und Kundrat thatsächlich herangezogene primäre fettige Degeneration nahe. Ich verwahre mich gegen dieselbe, denn erstens schliesst Kundrat nur auf eine solche, hat sie nicht gesehen, zweitens Wyder und andere Autoren ebenfalls nicht, drittens ich selbst auch nicht, und viertens ist, wenn auch Williams sie wirklich als primär erkennen konnte, noch lange nicht entschieden, „ob die Gefässwände durch Verfettung wirklich zerreisslicher werden"[2]).

Ich muss mich also im vorliegenden Falle von Pseudomenstruation für Blutung per diapedesin erklären und trage kein Be-

---

1) Archiv f. Gynaekologie. Bd. XIII. p. 21. Berlin 1878.

2) Cohnheim, Handb. d. allgem. Pathologie. Berlin 1882. Bd. I. p. 373.

denken, mit Leopold der normalen Menstruationsblutung denselben Charakter zuzuschreiben.

Dies war die Art der Blutung. Wo finden wir nun die Ursache derselben und damit zugleich vielleicht die Ursache der Auflockerung und Durchfeuchtung auch bei normal menstruirender mucosa uteri? Leopold sieht die Ursache einer eintretenden Hämorrhagie in den eigenthümlichen Grösseverhältnissen, nämlich in einem Mangel von abführenden Gefässen, fügt jedoch die Erklärung hinzu: „fernere Untersuchungen werden festzustellen haben, ob die Schleimhaut in der That so arm an Abzugskanälen ist, wie es zahlreiche Präparate beobachten lassen.“ Dass ich auf Grund meines Untersuchungsobjecktes nicht diese Beobachtung bestätigen darf, sondern gerade das Gegentheil, eine numerische und enorm voluminöse Prävalenz der Venen vor den Arterien behaupten muss, ergab die Betrachtung der Gefässe.

Saviotti wirft am Schluss seiner Abhandlung die Frage auf „nach den Ursachen, welche die Ablösung der Mucosa uteri z. Z. der Periode in gewissen Fällen bedingen“ und bezeichnet als solche Ursachen eine vielleicht dadurch bewirkte Ernährungsstörung, dass die ungemeine Wucherung der Bindesubstanz in der Mucosa die Gefässe comprimire. Diese Hypothese ist hinfällig, denn das Mukosagewebe ist, wie Leopold ausdrücklich sagt und wie auch allgemein bekannt, während der Menstruation nicht verdickt, sondern aufgelockert, weich, kann also keinen stärkeren, höchstens einen schwächeren Druck als im nichtmenstruirenden Zustand auf die Gefässe ausüben. Dagegen aber drängte sich mir der Gedanke auf an eine Compression der Gefässe in der Muscularis uteri, welche ja durch die zur Zeit der Menstruation anfänglich gesteigerte Blutzufuhr stärker ernährt und zweiffellos verdickt ist. Bei der colossalen Differenz in der Mächtigkeit gerade der uterinen arteriellen und venösen Gefässwand muss auch die Wirkung eines von der Muskulatur (sei es durch Hypertrophie in Folge verstärkter Blutzufuhr, sei es durch Contraktionen) ausgeübten Druckes eine differente Compression beider Gefässgattungen sein. Die mit sehr starker Wandung, speciell mit mächtiger Media begabten Arterien werden dem äusseren Druck grösseren Widerstand bieten können, als die schlaffen, dünnwandigen Venen. Auf diese Weise tritt uns die leicht zu beobachtende venöse Stauung in der Mucosa gewissermassen als Erektionsakt vor Augen, indem durch einen

von Muskeln ausgeübten Druck die Arterien schwach, die Venen stark comprimirt werden. An meinem Untersuchungsobjekt habe ich die zahlreichen Venen der Muscularis in der That als schmale, comprimirte Spalten neben den runden Arterienluminis gesehen. Mit einer Bestätigung dieses Befundes an der normal menstruireden Mucosa wäre zur Physiologie der Menstruation ein nicht unbedeutender Beitrag geliefert!

Meine Untersuchung der nach akuter Phosphorvergiftung pseudomenstruirenden Mucosa fundi et corporis schliesse ich hiermit ab und stelle die gewonnenen Resultate kurz zusammen in folgenden Erklärungen:

1. Die nach akuter Phosphorvergiftung pseudomenstruirende Musosa fundi et corporis ist des Epithels fast vollständig beraubt, zeigt aber sonst nur geringe Gewebsverluste an der Oberfläche.
2. Der pseudomenstruirenden Mucosa gebührt der Name „Decidua pseudomenstrualis", weil eine Bildung decidualen Gewebes thatsächlich vorliegt, bestehend in verschiedener Struktur der äussern und innern Mukosaregion, in starker Schlängelung und Dilatation der Drüsenschläuche [1]), und drittens im Auftreten zahlreicher „Decidualzellen" von durchschnittlich 0,014 mm Grösse.
3. Das Auftreten der Decidualzellen in der Decidua pseudomenstrualis beweist die Möglichkeit einer von Schwangerschaft unabhängig stattfindenden Bildung „decidualen" Gewebes.
4. Die Decidua pseudomenstrualis ist in der inneren Region stark infiltrirt von ausgetretenen Blutkörperchen. Die Infiltration zeigt sich nicht in Form markirter hämorrhagischer Herde, sondern als ganz diffus. Die Hämorrhagie ist an der Oberfläche durch capilläre Zerreissung, im Gewebe aber durch Diapedesis in Folge venöser Stauung bewirkt.
5. Die venöse Stauung in der Mucosa resultirt aus einer von der Muscularis uteri ausgeübten Compression der Venen.
6. Die Decidua pseudomenstrualis gleicht:
   a. der Decidua vera in den ersten Wochen der Gravidität: durch Fehlen der Flimmerepithelien, Prävalenz

1) Die Umwandlung der cylindrischen Epithelien der Drüsenmündungen in platte Zellen erfolgt nach Friedländer erst in späteren Perioden der Schwangerschaft.

der Drüsen in der äussern vor der innern Region, starke Schlängelung der Drüsen und Erweiterung der Lumina, Auftreten zahlreicher Decidualzellen, Nichtbetheiligung des Drüsenepithels am Bildungsprozess der Decidualzellen.

b. Der abortiven Schwangerschaftsdecidua: durch die gleichen Symptome, wie in a. Ausserdem durch diffuse Hämorrhagieen in Folge capillärer Blutung.

c. Der wirklichen Decidua menstrualis: durch die Symptome unter a + b. Ausserdem durch den Mangel einer fibrillären Intercellularsubstanz und durch das Fehlen von Riesenzellen in der Tiefe des Gewebes.

d. Der normalen menstruirenden Mucosa uteri: durch starke Vermehrung der kleinen Rund- und Spindelzellen, Untergang des Oberflächenepithels[1]), geringe Substanzverluste, Auflockerung und ödematöse Beschaffenheit des interglandulären Gewebes, pralle Füllung der Gefässstämme, starke Injektion der dilatirten Capillaren, partielle Abstossung der Drüsenepithelien, Erweiterung der Drüsenlumina, scharfe Begrenzung des ganzen Prozesses am os internum.

7. Die Decidua pseudomenstrualis weicht ab:

α. Von der Decidua vera der ersten Schwangerschaftswochen: durch die zerfetzte Oberfläche, unvollkommene Differenzirung einer Zellen- und Drüsenschicht, Mangel einer reichlichen fibrillären Intercellularsubstanz, Fehlen der vielfaserigen grossen Spindelzellen in der tiefen Schicht und Fehlen der Riesenzellen an der Grenze der Decidua gegen die muscularis, dichte Infiltration mit extravasirten Blutkörperchen.

β. Von der abortiven Schwangerschaftsdecidua: durch die gleichen Symptome, wie in α. Ausserdem ist bei abortiver Decidua das Epithel der Drüsenmündungen in Plattenzellen umgewandelt, und es fehlt die äusserste, im Uterus zurückgebliebene Schleimhautregion mit den Drüsenenden.

γ. Von der wirklichen Decidua menstrualis: durch die Symptome unter $\alpha + \beta$, mit Ausnahme der fibrillären

1) Der Ansicht, dass bei der Menstruation das Oberflächenepithel erhalten bleibe (Möricke!), kann ich mich durchaus nicht anschliessen.

Bindesubstanz, der Spindel- und Riesenzellen. Ausserdem trägt die Dec. menstr. auf ihrer Innenfläche Flimmerepithel (Saviotti).

δ. Von der normal menstruirenden Mucosa uteri: durch Differenzirung einer inneren Zellen- und äusseren Drüsenschicht, starke Schlängelung der Drüsenschläuche, Auftreten der Decidualzellen, geringere Mächtigkeit, starke diffuse Blutung anstatt kleiner, zerstreuter hämorrhagischer Herde in der Mucosa menstrualis, starke Prävalenz der Venen an Zahl und Kaliber vor den Arterien.

ε. Von der „Dysmenorrhoea membranacea ohne deciduale Gewebsbildung": durch Auftreten der Decidualzellen, Erweiterung der Drüsenschläuche, Mangel eines kubischen Oberflächenepithels. Ausserdem fehlt auch an der bez. Dysmen. membr. die im Uterus zurückgebliebene Mukosaregion der Drüsenenden.

8. Aus den unter Ziffer 6 und 7 gegebenen Erklärungen folgt, dass die Decidua pseudomenstrualis hinsichtlich ihrer Gewebsstruktur eine Mittelstellung einnimmt zwischen Decidua vera der ersten Graviditätswochen, abortiver Graviditätsdecidua und wirklicher Decidua menstrualis einerseits, normal menstruirender Mucosa uteri und Dysmenorrhoea membranacea ohne deciduale Gewebsbildung andererseits!

Anmerkung: Die Arbeiten, auf welche sich meine Vergleichung der Befunde bei Decidua pseudomenstrualis mit den übrigen genannten Schleimhautveränderungen des Uterus stützt, sind folgende:

1. Für die Decidua vera der ersten Graviditätswochen:

Kölliker. Entwicklungsgesch. Leipzig 1879. p. 326 etc.

Friedländer. Anat. phys. Untersuch. ü. d. Uterus. Leipzig 1870. p. 7 und 8.

Leopold. Die Uterusschleimh. während d. Schwangersch. etc. Archiv f. Gynäk. Bd. XI, Heft III.

2. Für die abortive Schwangerschaftsdecidua:

Hegar u. Maier. Virchow's Archiv Bd. LII, Heft I.

Wyder. Beitr. z. norm. u. path. Hist. d. menschl. Uterusschleimhaut. Archiv f. Gynäk. Bd. XIII, Heft I.

Haussmann. Lehre v. d. Decidua menstr. Beitr. z. Geb. u. Gynäk. Bd. I. p. 155—277. Berlin 1872.

3. Für wirkliche Decidua menstrualis:

Hausmann. cf. oben.

Saviotti. Beitr. z. Kenntniss d. Dec. menst. Beitr. z. Geb. u. Gynäk. Bd. VI. Nürnberg 1869.

Schröder. Krank. d. weibl. Geschlechtsorg. 2. Aufl. p. 314.

4. Für die normal menstruirende Mucosa uteri:

Hermann. Handb. d. Physiol. Bd. VI. Th. II. p. 63 u. 64.

Kölliker. Handb. d. Gewebel. Leipzig 1867. p. 199.

Möricke. D. Uterusschleimh. i. d. versch. Altersperiod. u. z. Z. d. Menstr. Zeitschr. f. Geb. u. Gynäk. Bd. VII.

Wyder. cf. oben.

Leopold. Archiv. f. Gynäk. Bd. XXI, p. 354 etc.

— Archiv f. Gynäk. Bd. XI, Heft I. p. 114 etc.

Kundrat. Untersuch. ü. d. Uterusschleimh. Stricker's med. Jahrbücher. 1873.

Williams. On the structure of the mucous membr etc. Obstetrical Journal of Great Britain and Ireland Vol. II. 1875.

5. Für die Dysmenorrhoea membranacea **ohne** deciduale Gewebsbildungen:

Wyder. cf. oben.

Histiologie der mucosa uteri.

Den Ergebnissen der in Rede stehenden Untersuchung möchte ich, wie bereits oben gesagt, in erster Linie für das Verständniss des menstruellen Prozesses sowie für die Kenntniss der Deciduabildung Bedeutung beimessen. Ausserdem aber dürften dieselben einen neuen Beitrag zur Histiologie der mucosa uteri als solcher liefern; diesen Beitrag in einem längeren, separaten Abschnitt der Abhandlung einzufügen halte ich nicht für überflüssig, weil es an einer sicheren Kenntniss des histiologischen Habitus der mucosa uteri, im speciellen ihrer Epithelien und Drüsen bisher gebricht, und weil zumal die ausserordentlich grossen Differenzen in der Gewebsstruktur der mucosa corporis und mucosa cervicis keine auch nur annähernd genügende Beleuchtung erhalten haben. Der Beleg für die über dem histiologischen Habitus der mucosa uteri bisher

schwebende Dunkelheit wird eklatant geliefert in dem förmlichen Chaos der diesbezüglichen, schroff sich widersprechenden literarischen Angaben. Dieselben alle wiederzugeben ist unmöglich; jede der citirten einzeln zu berichtigen, ebenfalls. Indem ich vorher ausdrücklich bemerke [1]), dass sich meine Studien nur auf den geschlechtsreifen, jungfräulichen Uterus beziehen, weil die Histiologie aller anderen Stadien keinen Bezug hat zum Ziele dieser Abhandlung, muss ich mich begnügen, die massgebendsten, in möglichster Kürze citirten Urtheile durch Darlegung des thatsächlichen Bestandes zu berichtigen oder aufzuheben.

Becker [2]) findet Flimmerepithel nur im Fundus uteri. Kölliker [3]) lässt das Flimmerepithel bis zum os uteri externum reichen. Nach Friedländer [4]) gilt für Kinder die Kölliker'sche, für Erwachsene die Henle'sche Angabe (cf. unten). In Stricker's [5]) Handbuch heisst es vorsichtiger Weise: „das Epithel der Cervikalschleimhaut ist in ihrer ganzen Ausdehnung oder nur in den oberen zwei Dritteln ein flimmerndes Cylinderepithel. Gegen den äusseren Muttermund zu wird es ein mehrfach geschichtetes, alle Uebergangsformen zeigendes Pflasterepithel." Lott [6]) hat die bestimmte Erklärung gegeben: „das Cylinderepithel des Cervikalkanals ist zur Zeit der Geschlechtsreife immer ein flimmerndes." In Rüdinger's Topographischer Anatomie [7]) fand ich das Epithel des cavum uteri nicht erwähnt. Wyder [8]) erklärt, bei Kindern ein flimmerloses Cylinderepithel bis zum os externum herunter, bei Erwachsenen ein Flimmerepithel im corpus und oberen Theil der cervix, im unteren aber mehrschichtiges Pflasterepithel annehmen

1) Veranlassung zu dieser Bemerkung ist mir die Thatsache, dass Wyder (Archiv f. Gynäk. Bd. XIII. p. 12. 1878) seine Verwunderung ausspricht über die so „geringen Andeutungen über das Epithel bei Kindern in den verschiedenen ausführlichen Arbeiten, welche dieses Thema behandeln."

2) Kölliker, Handb. d. Gewebel. Leipzig 1867. p. 562.

3) Kölliker, ebenda p. 561.

4) Friedländer, Physiol.-anat. Untersuchg. üb. d. Uterus. Leipzig 1870. p. 49.

5) Stricker, Handb. d. Gewebel. Leipzig 1871. p. 1179.

6) Lott, Zur Anat. u. Physiol. d. Cervix uteri. Erlangen. 1872. p. 14.

7) Rüdinger, Topogr.-chirurg. Anatomie 1873.

8) Wyder, Beitr. z. norm. u. path. Histiolog. d. menschl. Uterusschleimh. Archiv f. Gynaek. Bd. XIII. Berlin 1878.

zu müssen. Henle[1]) giebt der unteren Hälfte der cervix geschichtetes Pflasterepithel.

Weit mehr noch variiren die Beschreibungen der Uterusdrüsen. Auch hier beschränke ich mich auf Angabe der massgebendsten Beobachter. Hennig vertritt die Ansicht („Der Katarrh der weiblichen Genitalien." Leipzig 1861), dass die Drüsen des Cervikalkanals lange, oft verzweigte Schläuche darstellen, welche die Schleimhaut in schräger Richtung durchsetzen und nicht selten nach ihrem Ende zu sich ein wenig erweitern.

Kölliker[2]) lässt, übereinstimmend mit Krause (cf. unten), die Glandd. utriculares sive uterinae, „viele kleine schlauchförmige, einfache oder gabelig getheilte, am Ende nicht selten spiralig gedrehte Drüsen" nur im corpus und Fundus existiren. In der cervix bezeichnet der Autor mit dem Namen „Schleimbälge" „grössere und kleinere, buchtige, von walzenförmigem Epithel ausgekleidete, schief nach unten gerichtete Gruben" zwischen den Plicae palmatae als „Absonderungsorgane des zähen, glasigen Schleimes der cervix uteri." Ueber Flimmercilien verlautet nichts. Friedländer[3]) sagt in Resumé: „Die Drüsen des Cervikalkanals sind bei Kindern und bei Erwachsenen ganz verschieden; bei Kindern stellen sie etwa hohlkugelförmige Einsenkungen der Oberfläche dar, bei Erwachsenen sind es lange, oft verzweigte Schläuche." Ferner erklärt der Autor das untere Drittel der Cervikalhöhle als drüsenfrei; „es ist dies dieselbe Parthie, in welche die grossen Falten des arbor vitae nicht hinübergreifen und die demzufolge für das blosse Auge verhältnissmässig glatt erscheint; mikroskopisch sieht man an derselben Stelle hohe, schlanke, sehr dicht und regelmässig stehende Papillen." Allen Drüsenepithelien werden Cilien zugeschrieben.

Chroback[4]) giebt die Erklärung, die Glandd. utriculares fänden sich beim Menschen nur in einer Form, nämlich als „einfache oder auch ein- selten mehrfach getheilte cylindrische Schläuche mit leicht kolbigem, blindem Ende." Ferner fänden sich in der Substanz der Plicae palmatae die sogenannten „Schleimbälge der Cervix," „ausgekleidet mit annähernd kubischem Epithel." Betreffs

1) Henle, Grundriss d. Anat. Braunschweig 1880. p. 186.

2) Kölliker, Handb. d. Gewebel. Leipzig 1867.

3) Friedländer, Anat.-physiol. Untersuchg. üb. d. Uterus. Leipzig 1870.

4) Chroback, Stricker's Handbuch der Gewebelehre. Leipzig 1871.

der Cilien wird auf Lott's Untersuchungen verwiesen. Lott[1]), welcher in seinen Untersuchungen der cervix uteri findet, „dass die Cervikaldrüsen eben nichts als Einstülpungen der Oberfläche des Cervikalkanals sind, zumal auch ihnen Flimmerepithel zukommt," neigt hinsichtlich der Differenzen in den Drüsenformen dem Urtheil Friedländer's in so fern zu, als er „keine kindliche Cervix mit vollkommenen Schlauchdrüsen fand." Da aber Cervices von Erwachsenen neben schlauchförmigen auch buchtige Drüsen aufwiesen, werden letztere von Lott als „eine frühere Entwicklungsform der Schlauchdrüsen" angesehen.

Ich kann mich der Ansicht Lott's durchaus nicht anschliessen, denn vergebens suchte ich Uebergangsformen zwischen den beiden, am selben Objekte in charakteristisch ausgeprägter Gestalt vorhandenen Drüsenarten, und ferner ist, was mir am wichtigsten zu sein scheint, das Epithel der Schlauch- und Buchtendrüsen, wie wir sehen werden, durchaus verschieden.

Rüdinger unterscheidet drei Drüsenformen, von denen die erste in der Mucosa des Grundes und Körpers auftritt und in zwei Unterabtheilungen zerfällt: a) einfache, b) zusammengesetzte cylindrische Schläuche. „Die zweite Form besteht aus zusammengesetzten Drüsen mit 3 bis 5 Ausbuchtungen." Die dritte Form, beschränkt auf die Schleimhaut des Uterushalses, besteht in kleinen Drüsen mit wesentlich anderem Charakter, als die langgestreckten Cylinder des corpus und fundus." Es seien theils einfache und seichte Ausbuchtungen, theils tiefe Schleimdrüsen ohne scharf begrenzten Ausführungsgang. Neben diesen einfachen Formen erwähnt der Autor solche mit zwei- bis sechsfachen rundlichen oder länglichen Bläschen, mit etwas schärfer eingezogener, einem Ausführungsgang ähnlicher Ausmündung. Diesen „Glandulae mucosae cervicis uteri" wird eine „viel deutlichere Tunica propria als jenen des Körpers" zugeschrieben, ein Befund, den ich auf das entschiedenste gleich hier bestätigen möchte. Die Frage nach ihrem Epithel wird dahin beantwortet, sie „sind mit einem Cylinderepithel (Flimmerepithel?) besetzt."

Krause[2]) theilt die sogenannten Glandd. uterinae, „schlauch-

1) Lott, Zur Anat. u. Physiolog. d. Cervix uteri. Erlangen 1872. p. 20 u. 21.

2) Krause, Allgem. u. mikroskop. Anatomie. 1876. p. 285.

förmige, von Flimmerepithelien ausgekleidete, S-förmig gebogene Drüsen“ nur dem corpus und fundus zu. Die Schleimhaut der Portio vaginalis und der unterste Abschnitt vom Cervikalkanal habe, so weit das geschichtete Plattenepithel reiche, lange Papillen, keine Drüsen. Ausserdem enthalte der Cervikalkanal rundliche Krypten, Schleimfollikel, von denen die kleinsten 0,09 bis 0,14 messen sollen. Sie würden von cylindrischem Epithel ausgekleidet, das niedriger sei als das des Uterus und wahrscheinlich flimmere. In dem in der Portio vag. enthaltenen Theil der Cervix fänden sich mit analogem Cylinderepithel ausgekleidete einfache und zusammengesetzte, schlauchförmige Drüsen. Die kleinsten endeten mit 2 oder 3 länglichen oder rundlichen Acini. Die grösseren erschienen als zusammengesetzte, schlauchförmige, bis 1 mm lange Drüsen und zeigten bis zu 20 Acini. Ihre Kanäle seien mehrfach gegebogen. Nach oben zu gingen sie durch allmähliche Zwischenstufen, indem ihre Acini verstrichen, in die rundlichen Schleimkrypten über. Am untern Ende des Cervikalkanals, wo lange Papillen begönnen, hörten „mit seinem Rande“ die Drüsen plötzlich auf.

Auch Krause's Angaben sind nach meiner Erfahrung nicht völlig zutreffend. Henle[1]) beschreibt „blinddarmförmige, sogenannte Uterindrüsen“ des corpus, „welche, einfach oder gabelig getheilt, gerade oder geschlängelt, die ganze Dicke der Schleimhaut durchsetzen. Das cylindrische Epithel dieser Drüsen ist bei vielen Säugethieren, vielleicht auch beim Menschen, mit Cilien besetzt.“ Als drüsige Organe der Cervix werden nur „einfache Buchten“ oder „längliche, hier und da getheilte und an den blinden Enden zuweilen kolbig angeschwollene Röhren, die, wie die Höhle des Cervikalkanals selbst, von einem glasartigen Schleime erfüllt sind“ angegeben.

Von Wyder's Angaben über die Drüsen sehe ich ab, weil sich dieselben nur auf die mucosa uteri der Kinder beziehen.

A. Epithel des cavum uteri.

Ueber das Dasein der Flimmerepithelien im cavum corporis herrscht wohl kein Zweifel mehr, auch nicht über den cylindrischen Typus der Zellen. Ich habe der Bestätigung beider Thatsachen nur die Bemerkung beizufügen, dass der cylindrische Zelltypus mannigfache Modifikation erlitten, dass die einzelnen Zellen

1) Henle, Grundriss d. Anat. Braunschweig 1880.

in Gestalt und Grösse stark variiren. Diese Variation ist leicht erklärt: die relativ grossen Zellkerne sind nicht in stets gleichem Abstand von der Zellbasis einzeilig dicht neben einander gereiht, sondern, wo immer sie Platz finden, den verschiedensten Zellregionen eingelagert. Diese unregelmässige Kernlagerung verursacht im Verein mit dem Umstand, dass jede Zelle ihre Contouren denen der nachbarlichen eng anschmiegt, die Gestaltdifferenz und Abweichungen von der Cylinderform. Die Höhe der Epithelien schwankte in diesem Falle zwischen 27,8 μ und 39 μ. Die Cilien und der von ihnen durchbohrte Zelldeckel waren an allen Präparaten, besonders wenn ich die Schnitte noch in kalt gesättigter Lösung von Kali bichrom. hatte liegen lassen, gut sichtbar.

Bei weitem ungleicher und unzulänglicher, als über das Epithel des fundus und corpus, sind die Angaben bezüglich der epithelialen Auskleidung der cervix; ungleich, weil erstens über die Grenze der Cylinderzellen gegen das geschichtete Pflasterepithel, zweitens über Existenz oder Fehlen der Cilien Widersprüche herrschen; unzulänglich deshalb, weil die genauere Erforschung der mit Cylindern bekleideten regio cervicis, und daher die Kenntniss etwaiger lokaler Differenzen in dieser Epithelbekleidung fehlt, ferner weil die Cylinderzellen der Cervix derjenigen besonderen Betrachtung und Beschreibung entbehren, welcher sie, wie wir sehen werden, durchaus bedürfen. Wohl wird niemand den diesbezüglichen Untersuchungen Lott's[1]) eine gründliche Erforschung des Epithelbau's sowie detaillirte und exakte Schilderung des Befundes absprechen wollen, aber die wichtigsten Kriterien fehlen, denn von lokalen Differenzen in der Cylinderepithelbekleidung der Cervix verlautet nichts, die kolossale Grösse der Cervixepithelien bleibt unbetont, der gemeinsame und so specifische Grundtypus der Zellgestalten wird nicht hervorgehoben, und endlich die Becherfrage, für deren Entscheidung gerade die ausgeprägten Formen der in Rede stehenden Elemente das günstigste Objekt bieten dürften, entbehrt der Lösung.

Das Epithel der Portio cervicalis präsentirt sich als aus mächtigen, man kann geradezu sagen, imposanten keulen- und flaschenförmigen Zellen zusammengesetzt. Die Figuren 12, 13, 14, 15 und 16 veranschaulichen die vorherrschende, fast überall er-

1) Lott, Zur Anatomie u. Physiol. d. Cervix uteri. Erlangen 1872.

kennbare Form und bringen den Grundtypus des gesammten Epithels zum Ausdruck. Abweichungen von der vorherrschenden Form bieten die daneben stehenden Abbildungen (8—10, 17—24). Die Differenzen in der Zellgestalt werden wiederum zum Theil hervorgerufen durch verschiedene Lagerung des Kernes. Meist aber liegt derselbe nahe der Basis, wo die Zelle alsdann den grössten Querdurchmesser zeigt. Von hier verjüngt sie sich nach oben, erreicht etwa vor dem letzten Viertel ihrer Länge die geringste Mächtigkeit (diese Stelle entspräche also dem Hals der Flasche), um alsdann plötzlich und stark wieder anzuschwellen zu einem kugeligen oder kolbigen, den Deckel und die Cilien tragenden Kopfe. Gerade diese kopfähnliche Verdickung des oberen Endes ist ausserordentlich charakteristisch für die Cervixepithelien und spielt, wie wir sehen werden, eine bedeutende Rolle bei der Zellfunktion. Alle Zellen haben eine fast horizontal zum Leib stehende dünne Fussplatte, alle zeigen starke Zelldeckel und mächtige Flimmercilien. Die Fussplatte kann die beträchtliche Ausdehnung in der Fläche von 27,8 μ erreichen; sie haftet so fest an der Basalmembran, dass bei dem Versuch der mechanischen Isolation die Zelle meist von der Fussplatte abreisst. Die Höhe dieser imposanten Zellen schwankt, von der Basis bis zum Deckel gerechnet, zwischen 42,7 und 82,0 μ, beträgt in der Mehrzahl 55,6 μ. Die Grösse der Kerne entspricht der sehr schwankenden Zellbreite. Die Cilien sind im Durchschnitt 8,34 μ lang, doch sah ich sie auch 9,73 μ erreichen.

Die angegebenen kolossalen Grössenverhältnisse finden wir bei keinem Epithel des menschlichen Organismus wieder. Auch in der Erscheinung als Keulen- und Flaschenform von näher beschriebenem Habitus steht das Cervixepithel einzig da.

Ich lasse es dahingestellt sein, wie weit der Pseudomenstruationsprozess vergrössernd auf die Zellen eingewirkt hat. Dieser Einfluss ist um so wahrscheinlicher, als, wie aus dem folgenden sich ergeben wird, diesen Zellen eine wesentliche Bedeutung bei der Deciduabildung zukommt.

Als ich die vorliegende Arbeit im wesentlichen abgeschlossen hatte, kam mir die im Februar 1884 von der Göttinger Fakultät gekrönte Preisschrift Overdieck's „über Epithelien und Drüsen der weiblichen und männlichen Uretra etc.“ zu Händen. In dieser Arbeit constatirt der Verfasser unter fünf Präparaten dreimal „ein

einschichtiges Cylinderepithel, bestehend aus langen, prismatischen Zellen" in der weiblichen Uretra. Bedauerlichst wird nicht die Höhe dieses Epithels, sondern diejenige eines „gleichartigen", an den Harnröhren junger Hündinnen gefundenen in Zahlen angegeben. Von 12 Messungen beträgt die mittlere Höhe 0,049 mm bei gedehnter und 0,086 mm bei collabirter Harnröhre. Falls wir berechtigt sind, diese Maasse ohne weiteres auf das zuweilen in der Uretra des Weibes vorhandene Cylinderepithel zu übertragen, dürfte letzteres das einzige sein, welches dem von mir geschilderten, 0,043 bis 0,082 mm hohen, keulenförmigen Cervixepithel, wenn nicht an Gestalt, so doch an Grösse der Zellen nahe steht.

Die Grenze des mächtigen Flimmerepithels gegen das geschichtete Pflasterepithel der Portio vaginalis uteri fiel an diesem Uterus, den ich als einen geschlechtsreifen, jungfräulichen bezeichnen kann, genau zusammen mit dem scharfen Rand des os externum! Die in Figur 8 bis 24 gegebenen Abbildungen stammen von Zellen aus dem untersten Theil der Cervix, aus einer nicht über einen Millimeter betragenden Region dicht am os externum. Bei mehr als hundert Präparaten fand ich in dieser Region die Zellen mit den mächtigsten, schön erhaltenen Cilien besetzt.

Die Erledigung der Frage, ob im Bereiche der keulenförmigen Flimmerzellen sich Regionen mit andersartigem Epithel finden, erheischt einige berichtigende Bemerkungen über die Papillen der Portio cervicalis, denn diese sind zum Theil in ihrer Epithelbekleidung einer Abweichung von der Cervix unterworfen.

Die Cervix enthielt im vorliegenden Falle zwei Arten von Papillen: fadenförmige und warzen- oder, besser gesagt, pilzförmige. Erstere finden sich nicht im oberen und unteren Theil der Portio cervicalis, erhoben sich auch nicht in ihrer mittleren Region als direkte Auswüchse der Schleimhautoberfläche, sondern sassen nur auf den „Plicae palmatae." Dass Querschnitte von letzteren, wie auch Henle andeutet, jedenfalls oft für Papillenlängsschnitte gehalten sind, glaube ich sicher, denn zur Vermeidung dieses Irrthums genügt nicht, wie Wyder versichert[1]), verschiedene Einstellung des Tubus, — mögen die auf diese Weise betrachteten Schnitte auch noch so dick sein! — sondern einzig die Anfertigung und Betrachtung von Serien, welche aus einer grösseren Zahl

1) Archiv f. Gynaekol. Bd. XIII. Berlin 1878. p. 20.

aufeinander folgender, möglichst dünner Schnitte bestehen. Auf solche Serienschnitte gründet sich meine Angabe, dass die fadenförmigen Papillen den an Höhe vor ihnen weit prävalirenden Plicae palmatae (welch letztere sich bis zu 5 mm bei 0,25 mm Dicke erheben) spitzwinklig aufsassen und sonst nirgends vorkamen.

Von den vielen Falten des Arbor vitae sind die schlanken Papillen zu unterscheiden durch ihr Epithel, denn dieses ist ganz niedrig cylindrisch oder kubisch, 6—13,9 μ hoch und 11,12 μ breit, während das der Plicae palmatae bei einer Höhe bis zu 27,8 μ dem übrigen Cervixepithel an Mächtigkeit weniger nachsteht. Figur 30.

Oberhalb und unterhalb der Plicae palmatae, welche zum os externum hin allmählich abfallen und etwa 5 mm vor demselben verschwinden, waren keine fadenförmige Papillen vorhanden, sondern ganz vereinzelt erhob sich hier und da eine niedere, breite, pilzförmige Papille, bekleidet von den mächtigen Flimmerzellen der Cervix (cf. Figur 7).

Die Grundsubstanz beider Papillenarten zeigt sich als eine dichtgelagerte Masse kleiner Rundzellen mit relativ grossem Kern und sehr schmächtiger Protoplasmaschicht, weshalb Kölliker's Angabe „viele kleine Kerne (Zellen?)" erklärlich ist.

Schon oben erwähnte ich, dass den Cervixepithelien eine wesentliche Bedeutung bei der Deciduabildung zukomme. Nicht durch diesen, in einem besonderen Abschnitt des näheren zu behandelnden Umstand allein zeigte die Cervix eine rege Betheiligung am menstruellen Acte, sondern noch durch einen zweiten Prozess: durch die bedeutende Verstärkung der Schleimsekretion. Dieser Thätigkeit der Oberflächen- und Drüsenepithelien wandte ich, weil mir befremdende Erscheinungen begegneten, einige Aufmerksamkeit zu.

Sämmtliche Epithelien der Cervix und ihrer Drüsen sind fähig zur Ausübung der Schleimsekretion; denn einerseits lassen die prävalirenden keulen- und flaschenförmigen Zellen grösstentheils in dem kolbigen, freien Ende eine deutliche Verschleimung erkennen, andererseits finden sich von den schlanksten Cylinderepithelien bis zu den dickbauchigsten Becherzellen alle erdenklichen Uebergangsformen. Einige derselben habe ich in Figur 8 bis 24 zusammengestellt. Hiermit ist die Frage nach dem Ursprung der Becherzellen sofort erledigt.

Wie verhalten sich nun die Zelldeckel und Cilien bei dem Sekretionsakte? Bilder von solchen Cervikaldrüsen, deren Lumen noch von einem Schleimklumpen prall ausgefüllt ist, geben auf diese Frage bei Färbung mit Hämatoxylin oder Picrocarmin (ersteres tingirt den Schleim blass bläulich, letzteres blass rosa) leicht Auskunft. Neben solchen Zellen, deren freies Ende durch den starken, mit mächtigen Cilien besetzten Deckel scharf und gradlinig abgeschnitten erscheint, finden sich andere, an denen Deckel und Cilien verschwunden, und die Gipfel zackig zerklüftet sind. Zugleich sieht man als feine Strichelchen und stärkere dunkle, etwas gekrümmte Stäbchen die abgestossenen Cilien und Deckel in der Masse des secernirten Schleimes deutlich liegen. Mithin gehen Zelldeckel und Cilien zu Grunde bei der Schleimsekretion.

Vielfach beobachtete ich in der kopfähnlichen Verdickung der Cervikalepithelien, resp. überhaupt an ihrem freien Ende, einen ziemlich scharf markirten, runden Körper, welcher sich bei Färbung mit Hämatoxylin oder Alauncarmin schwach tingirte und als ein Kern mit deutlichem Kernkörperchen zweifellos präsentirte (Fig. 25 und 26). Weil aber an diese Endregion der Zelle die Funktion der Schleimsekretion gebunden ist, lag der Gedanke nahe, dass jene Kerne beim Sekretionsprozess in Mitleidenschaft gezogen würden, und eine Ausstossung resp. Verschleimung derselben statt habe. Bei sorgfältiger, längerer Forschung stiess ich in der That auf eine Anzahl Zellen, deren im oberen Ende enthaltene Sekretionshöhle eine Portion Schleim entleert und einen in diesem Schleim gelegenen, deutlich gefärbten Kern ausgestossen hatte. Drei dieser Bilder gebe ich in Fig. 27, 28, 29, von denen das letzte eine isolirte Zelle zeigt, deren Schleimklumpen bereits fortgespült waren, während Fig. 25 und 26 den innerhalb des Schleimes noch befindlichen Kern veranschaulichen.

B. Drüsen des Uterus.

Die Glandulae utriculares waren an diesem pseudomenstruirenden Uterus erweitert und verlängert, was sich aus der häufig wiederkehrenden spiralen Drehung schliessen liess; aber auch gerade verlaufende fanden sich zahlreich. Neben einfachen Schläuchen waren, wie das ja von jedem Beobachter angegeben wird, gablich getheilte vorhanden; nicht selten reichte die Theilung bis hart

an die Mündung. Auf eine verschiedene funktionelle Bedeutung dieser einfachen und getheilten Schläuche möchte ich aber nicht schliessen.

Die grösste absolute Länge dieser Glandd. utriculares sive uterinae ist wegen des geschlängelten Verlaufes kaum anzugeben; die grösste von mir beobachtete Ausdehnung eines Drüsenlängsschnittes betrug 1,668 mm. Schräge Stellung der Drüsen zur Längsaxe des Uterus kommt wohl nicht allein dem Uterus zu, der geboren hat, sondern fand sich auch an dem mir vorliegenden Objekte. Dass in den Seitenregionen des corpus uteri, wo die Mucosa schon makroskopisch eine etwas geringere Mächtigkeit, als an der vorderen und hinteren Wand zeigt, auch die Drüsen diesem Umstande entsprechend kürzer und kleiner sind, wie Rüdinger angiebt, kann ich bestätigen.

Das Epithel der Glandulae uterinae besteht, wie schon erwähnt, aus niederen prismatischen Flimmerzellen von nur 8,34 bis 22,24 μ Höhe und 8,34 bis 13,9 μ Breite. Die grösste Länge der zarten Cilien beträgt 5,56 μ. Der relativ grosse, runde oder ovale Kern ist durchweg central gelagert. Eine Abbildung von diesem Epithel der Glandd. uterinae, wie es an dünnen Schnitten bei Behandlung mit Picrocarmin erscheint, habe ich in 600facher Vergrösserung in Fig. 1 gegeben.

Von diesen Uterusdrüsen muss ich eine zweite, in der Cervix vorkommende Drüsenart bestimmt unterscheiden, die ich als glandulae cervicis bezeichnen will. Ich hebe übrigens gleich hier hervor, dass letztere Drüsen nicht die ausschliesslichen in der Cervix sind, sondern dass in der ganzen Cervix sich Drüsen finden, die nach dem Charakter ihres Epithels den „Glandulae utriculares" corporis so nahe stehen, dass ich keinen genügenden Grund finde, sie von letzteren zu unterscheiden. Die Cervix besitzt also zwei Arten von Drüsen.

Die Glandulae cervicis sive cervicales sensu strictiori sind Drüsen mit kurzem, breitem, dem geschweiften Halse einer niederen Blumenvase gleichendem Ausführungsgange, mächtigem, bis zu 1 mm weitem Drüsenhohlraum und meistens sehr vielen, grossen, hohlkugelförmigen Ausbuchtungen. Fig. 7 zeigt die Gestalt einer solchen Cervikaldrüse an einem mit Hämatoxylin gefärbten Präparat bei 61facher, also schwacher Vergrösserung. Aus dem Vergleich dieses Bildes mit den in Fig. 3 sichtbaren, 50mal ver-

grösserten Schrägschnitten von Uterindrüsen erhellt sofort die zwischen beiden Drüsenarten herrschende Gestalt und Grössendifferenz; und hiermit correspondirt eine gleich beträchtliche Verschiedenheit der epithelialen Auskleidungen (Fig. 2), denn anstatt des niederen prismatischen Epithels tragen die Cervikaldrüsen das hohe, keulenförmige Epithel des cavum cervicis! Nach der Gestalt der Cervikaldrüsen scheint es mir am passendsten, sie als unregelmässig acinöse Drüsen zu bezeichnen.

Die prismatischen Zellen in Fig. 1 sind einer Uterusdrüse mit besonders hohem Epithel, die kolossalen Zellen in Fig. 2 dagegen einer vom scharfen Rand des os externum etwa 1 mm entfernten Cervikaldrüse entnommen. Die gänzliche Verschiedenheit beider Bilder bedarf keines Hinweises. Ausdrücklich muss ich dagegen hervorheben, dass die Epithelien in Fig. 2 denen des cavum cervicis an Grösse durchaus nicht nachstehen, wie in der Literatur mehrfach behauptet wird, wohl aber auf starkem Zelldeckel bedeutend gröbere und längere Cilien tragen, als jene. Immerhin dürfen die Drüsenzellen in Fig. 2 auch als Bild der Cervixepithelien dienen.

Eine Verwechselung der Glandd. utriculares mit den Glandd. cervicis ist nicht möglich. Schon die äusseren Drüsencontouren, welche einerseits als Bogenlinien geschweift einen grossen, vielbuchtigen Hohlraum, andererseits geschlängelt einen langen, schmalen Kanal einschliessen, liefern zu verschiedene Bilder. Ausserdem ist, als zweites Differentialmerkmal, das Epithel der Glandd. utriculares viel regelmässiger als das der Glandd. cervicis. Das Epithel der ersteren fand ich durchweg so regelmässig, wie es meine Abbildung in Fig. 1 zeigt, während mir an den Cervikaldrüsen eine ungleiche Länge der gestreckten Epithelzellen auffiel (Fig. 2). Die Differenzen waren so bedeutend, dass von einer gleichmässig flimmernden Fläche nicht wohl die Rede sein kann. Die Flimmerbüschel nahe benachbarter Zellen standen bald hoch, bald tief. Dementsprechend präsentiren sich die Kerne dieser Zellen auf Schnitten unregelmässig mehrzeilig, an den Glandd. utriculares dagegen durchweg einzeilig (Fig. 31).

Die Cervikalmukosa muss in drei Regionen getheilt werden auf Grund verschiedener Beschaffenheit der Oberfläche; und bedingt durch eben diese Verschiedenheit der Oberfläche zeigt sich ungleiches Verhalten der Drüsen in den drei Regionen, von wel-

chen die erste das os internum und den oberen Cervikaltheil bis zum Beginn der Plicae palmatae, die zweite das Gebiet der Plicae palmatae, die dritte den unteren Cervikalabschnitt, vom Ende der Plicae palmatae bis zum Rande des os uteri externum, umgreift.

Die oberste dieser drei Regionen ist die drüsenreichste des ganzen Uterus. Zugleich birgt sie die mächtigsten und complicirtesten Exemplare beider Drüsengattungen. Die Cervikaldrüse in Fig. 7, sowie die in Fig. 31 abgebildete Gewebsparthie sind der in Rede stehenden Region entnommen. Hier fand ich auch auf einem besonders interessanten Längsschnitt fünfzehn quergetroffene Drüsenschläuche so dicht neben einander gelegen, dass nur die niederen Epitheleinfassungen dieser Drüsenschläuche und zwischen denen eine ganz minimale, kaum die Hälfte der Epithelhöhe erreichende Bindegewebsschicht die Septa bildeten. Einzelne dieser fünfzehn Schläuche waren kreisrund, die anderen oval, keiner erheblich schief getroffen, denn das Epithel zeigte an jeder Stelle in einem Umkreis die gleiche Höhe und Gestalt; an den verschiedenen Schläuchen schwankte es nur zwischen 8,34 und 11,12 μ. Auch die Schwankung im Kaliber der einzelnen Schläuche war gering, der mittlere Querdurchmesser 97,3 μ, also relativ bedeutend. Der Complex dieser fünfzehn, wegen ihrer minimalen Entfernung von einander und wegen ihrer völligen Gleichheit zweifellos einer Drüse angehörenden Schläuche, fand sich an der unteren Grenze des os internum, erfüllte eine Fläche von etwa 1 □mm und lag in unmittelbarer Nähe der in Fig. 7 auf Tafel I gegebenen, sowie mehrerer anderer mächtiger, acinöser Cervikaldrüsen!

Der Umstand, dass dieses Bild völlig quergetroffener Drüsenschläuche auf einem in der Längsaxe des Uterus senkrecht zur Schleimhautoberfläche geführten Schnitt gegeben war, beweist, dass keineswegs nur die oben genannte Verlaufsrichtung der Drüsenschläuche, sondern sogar eine in Beziehung auf das Cavum uteri cirkuläre (!) sich findet.

Die Drüsenverhältnisse in der zerklüfteten Region der Plicae palmatae können nur aus fortlaufenden Schnittserien richtig erkannt werden. Dieses Verfahren ergiebt folgende Resultate:

Die an ihrem niederen Epithel schon kenntlichen Glandd. utriculares sind nur der Substanz der Plicae eingelagert, finden sich nicht in der den letzteren als Basis dienenden Parthie der

Schleimhaut. Weil diese Parthie in der That drüsenleer ist, wurden wohl der ganzen Faltenregion die Drüsen abgesprochen, indem bei Ermangelung fortlaufender Serien die in den Plicae liegenden Drüsen übersehen, oder ihre vereinzelten Querschnitte fälschlich als Falten und Einstülpungen der Plicae aufgefasst wurden.

Die stark entwickelten acinösen Glandulae cervicis fehlen der Faltenregion. Sie werden vertreten durch die verzweigten Buchten zwischen den Plicae.

Die dritte und unterste Schleimhautregion gleicht der oberen insofern, als sie beide Drüsenarten birgt, jedoch in geringerer Zahl. Beide Arten sind wiederum dicht neben einander gelagert und reichen zuweilen noch etwas in die Parthie der Mucosa, welche bereits dem geschichteten Pflasterepithel der Portio vaginalis angehört. Stets aber führen die Mündungen in das Gebiet der hohen Flimmerepithelien. Die Glandulae cervicis sind in dieser unteren Region durchweg kleiner und weniger complicirt gebaut als in der oberen. Dagegen zeigten die Schläuche der Glandd. utriculares relativ weite Lumina.

In der ganzen mit geschichtetem Epithel bekleideten Portio vaginalis uteri habe ich keinerlei Drüsen gefunden! Weil solche aber von Rüdinger und Friedländer sicher gesehen sind, erkläre ich das Auftreten von Drüsen in der Portio vaginalis natürlich nur als inkonstant. Dagegen muss ich die Existenz geschlossener Schleimkrypten, Schleimfollikal, sogenannter ovula Nabothi in der mucosa uteri auf das entschiedenste negiren! Dieselben sollten zumal im oberen Theil der Cervix vorhanden sein, und hier sah ich denn auch mehrere solcher anscheinend abgeschlossener, meist kreisrunder Schleimkrypten, ausgekleidet mit sehr hohem Epithel, das bei vorsichtiger und zweckentsprechender Behandlung hier und da mächtige, offenbar verklebte Cilien erkennen liess. Aber bei Verfolgung dieser Krypten in den aufeinander folgenden Schnitten einer Serie fand ich stets Communikation derselben mit dem normalen Ausführungsgang einer Cervikaldrüse, wenn auch nicht selten zwischen der Mündung dieser Drüse und dem zunächst angetroffenen Balge sich andere einschalteten. Es ist nicht zu bezweifeln, was übrigens zur Zeit wohl die allgemeine Ansicht sein dürfte, dass diese ovula Nabothi übermässig erweiterte terminale Ausbuchtungen der Glandd. cervicales sind

Die zähe Schleimmasse im Innern derselben stimmt vollständig mit dem Inhalte der Glandd. cerv. überein. Bei der unregelmässigen Gestalt dieser Drüsen, wobei enge und weite Abschnitte abwechseln, ist die gelegentliche Verstopfung einer Enge sehr wahrscheinlich.

C. Epithel der Portio vaginalis uteri.

Obwohl das geschichtete Epithel der Portio vaginalis zu der folgenden Untersuchung keine Beziehung hat, gehe ich auf dasselbe zum Schluss dieses Abschnittes mit wenigen Worten ein, weil ich auch hier Ergänzungen zu dem bereits Erkannten zu geben vermag.

Das geschichtete Pflasterepithel der Portio vaginalis uteri enthält zahlreiche, von einer oder zwei Gefässschlingen durchzogene, in der Dicke des Epithels ruhende Papillen. Es lässt deutlich eine Lage von Basalzellen erkennen, deren Höhe ihre Breite ein wenig übertrifft. Darauf folgt in mächtiger Schichtung das sogenannte Stratum Malpighii, aus grossen, rundlich polygonalen Zellen bestehend, deren „Stacheln" eine ganz ungewöhnliche Entwicklung zeigen, Fig. 6. Der Durchmesser dieser Zellen erreicht 35 μ, die kleinsten massen 14 μ. Die Breite der von den „Stacheln" durchsetzten intercellulären Zone betrug 3 bis 4 μ. Auch die Basalzellen sind sowohl unter sich, wie mit den nächstanstossenden Zellen des Stratum Malpighii durch „Stacheln" verbunden. Dass diese sogenannten „Stacheln" nicht sowohl ineinander geschoben sind, wie die ersten Beobachter annahmen, sondern von einer Zelle zur andern continuirlich sich erstreckende Verbindungsfäden darstellen — die heutige Auffassung competenter Beobachter — konnte deutlich constatirt werden. Die obersten Schichten platter Zellen (Stratum corneum) liessen die Stacheln nicht mehr wahrnehmen.

Der Bau der Zellen sowohl des Stratum Malpighii als des Stratum corneum ist ein höchst eigenthümlicher, indem jede Zelle ohne Ausnahme im Innern Vakuolen enthält, deren Inhalt durch Farbstoffe nicht tingirbar ist. Dadurch erfolgt eine Sonderung des Portoplasma in eine Wandschicht von wechselnder Dicke und ein zwischen den Vakuolen gegen den Kern hin verlaufendes Balkenwerk. Die Dicke der Wandschicht beträgt oft nur $^1/_{10}$ des Zelldurchmessers. So erhalten diese Zellen eine grosse Aehnlichkeit mit solchen Pflanzenzellen, die reich an Zellsaft sind. Die Vakuolen zeigen sich an Grösse und Zahl verschieden und nehmen

im allgemeinen aus der Tiefe gegen die Oberfläche an Ausdehnung zu; die Wandschicht wird dem entsprechend geringer. Wo die Vakuolen den Kern ringsum umgeben, könnte es scheinen, als wenn derselbe direkt von dem Inhalt der Vakuole berührt würde. Indessen lassen starke Vergrösserungen immer eine dünne Schicht Protoplasma um den Kern erkennen, in die das Balkenwerk übergeht. Der Kern schwebt so häufig inmitten der Vakuole, Fig. 6. Ueber den Inhalt der Vakuolen bin ich mir nicht klar geworden; jedenfalls kann es keine eiweisshaltige Flüssigkeit sein, da die Räume auch bei Anwendung starker Säuren völlig klar bleiben.

Entstehung der Decidualzellen.

Die einen Hauptbestandtheil der modificirten mucosa corporis bildenden Decidualzellen habe ich auch im ganzen cervix gefunden, dem Schleimhautgewebe zahlreich eingelagert. Dieser in der Literatur nirgends erwähnte Befund kommt in Betracht bei der Frage nach dem Ursprung der Decidualzellen. Wandern sie aus dem corpus in die Cervikalmukosa? Oder umgekehrt? Oder entstehen sie im corpus und im cervix?

Die quantitative Prävalenz der Decidualzellen in der mucosa corporis macht eine hier stattfindende Entstehung wahrscheinlich, beweist aber nichts. Die Gewebsbestandtheile der mucosa corporis: Bindegewebe, Drüsen, Gefässe, Blutkörperchen — Oberflächenepithel ist, wie oben gesagt, vernichtet — lassen keinen Entwicklungsprocess der gedachten Zellen erkennen, geben sogar nicht den geringsten Anhaltspunkt für einen solchen. Die in der Literatur vorherrschende, aber nirgends bewiesene Angabe einer Entstehung der Decidualzellen aus den kleinen bindegewebigen Rund- und Spindelzellen des corpus finde ich durch nichts bestätigt. Dagegen deuten zwei charakteristische Momente auf einen andern Ursprung hin:

In der durch das Auftreten der Decidualzellen am Menstruationsprozess betheiligten, im übrigen aber wenig alterirten cervix sieht man auch die Decidualzellen vorherrschend in der Nähe des Epithels und der Schleimbälge dem Gewebe eingelagert. Ferner finden sich einzelne, mehrere, ja ganze Nester der Decidualzellen im Epithel, und zwar in dem der cervix wie in dem gleicharti-

gen der Cervikaldrüsen. Die durch diese zwei Befunde nahe gelegte Wahrscheinlichkeit eines epithelialen Ursprungs der Decidualzellen hat sich durch weitere Untersuchungen auf das sicherste bestätigt!

Bevor ich auf den Bildungsprozess der Decidualzellen eingehe, dürften einige Worte über die diesbezüglichen literarischen Angaben am Platze sein.

Die festgestellte Identität der bei Schwangerschaftsbeginn, abortiver Decidua, wirklicher Decidua menstrualis, und Decidua pseudomenstrualis auftretenden specifischen „Decidualzellen" berechtigt uns, ihnen in jedem der genannten Prozesse die gleiche Ursprungsstätte und Entwicklungsweise zuzuschreiben. Welcher Gewebsbestandtheil diese Ursprungsstätte bildet, und in welcher Weise die Entwicklung vor sich geht, darüber ist bisher kein Nachweis geliefert! Ich verstehe hier unter Nachweis nicht etwa mehr weniger berechtigte Vermuthungen oder Behauptungen, sondern, weil eine direkte Beobachtung des gedachten Entwicklungsmodus am lebenden Organismus unmöglich, die Construktion eines fortlaufenden Prozesses aus einer Reihe konkreter Bilder von zweifelloser, überzeugender Zusammengehörigkeit. Aus der Thatsache, dass die im Folgenden von mir herangezogenen literarischen Angaben die wichtigsten und allein erwähnenswerthen sind, erhellt die ganze Dürftigkeit der bisherigen Erforschung dieses eben so interessanten, weil eigenartigen, als wichtigen Prozesses: des Ursprungs der Decidualzellen!

Saviotti übergeht in seiner von allen späteren Autoren citirten Arbeit „Beitrag zur Kenntniss der Decidua menstrualis"[1]) den Ursprung der Decidualzellen vollständig, constatirt nur ihr Dasein im Gewebe sowie in der Gefässadventitia und sagt zum Schluss im Resumé, die Hypertrophie manifestire sich: a) in x, b) „in einer ungemeinen Entwicklung einer einfachen Bindesubstanz im Gewebe der mucosa, bestehend aus rundlichen Zellen und sehr wenig Zwischensubstanz, c) in der Entwicklung eines ähnlichen Bindegewebes in der Adventitia der kleineren Arterien und Venen der mucosa." Ebenso verfährt Haussmann. Seine „Lehre von der Decidua menstrualis"[2]) lehrt wohl das Dasein, die Gestalt, Grösse und ungeheure Menge dieser „zahllosen runden oder rundlichen freien

1) Beiträge z. Geb. u. Gynäk. v. Scanzoni, Bd. II. p. 219 etc. Würzburg 1869.

2) Beiträge z. Geb. u. Gynäk. Bd. I. p. 192 etc. Berlin 1870.

Zellen," welche man „neben den Zellen des Bindegewebes" findet, giebt aber über Ursprung und Entwicklungsmodus keinen weiteren Aufschluss, als die Erklärung, dass von den drei aufgestellten Deutungen der Schleimhautveränderung als Folge einer Endometritis epithelialis, einer Drüsenausschwitzung, oder drittens einer Metritis nur die letztgenannte in Frage komme, „da die Annahme einer Endometritis schon durch Hegar und Maïer widerlegt worden und die einer Drüsenausschwitzung durch nichts begründet" sei.

Was bieten nun Hegar und Maier?[1])

In der von diesen Autoren für die Bildung der „pathologischen Decidua bei unzweifelhafter Schwangerschaft" aufgestellten Theorie wird den Decidualzellen bindegewebiger Ursprung zugeschrieben. Leider kann sich das Urtheil nur auf theoretische Combinationen stützen. Die gedachten Autoren erklären mit folgendem Wortlaut: es sei ihnen durchaus unzweifelhaft, dass die Parenchymzellen der mucosa des Uterus eine sehr wesentliche Rolle in der Bildung der Decidualzellen spielen, und die Decidua so mit Recht als ein Abkömmling der mucosa zu betrachten sei. Ob diesen Vorgängen an der genannten Grundlage die Bedeutung der Ausschliesslichkeit beizumessen sei, könne noch dahingestellt bleiben. Denn es sprächen andererseits auch manche Objekte wieder dafür, dass die Submucosa diesen Vorgängen nicht so fremd stehe, wie man vielleicht glauben möchte. (Auf letztere Erklärung gehe ich gar nicht ein, weil der Uterus keine Submucosa hat.) Wie ihnen scheine, gehe die erste Bildung vorzugsweise oder ausschliesslich vom Bindegewebe der mucosa aus.

Diese Meinung einer Abstammung der Decidualzellen aus dem Parenchym der Mucosa dürfte von den Autoren nicht genau genug begründet sein, denn von der Art und Weise, wie der Entwicklungsprozess der Decidualzellen vor sich geht, verlautet nur: „indem aus den Parenchymzellen der zum Balkengewebe gewordenen Mucosa durch Wucherung der ersteren eine Neubildung runder, junger Zellen entsteht und aus diesen die späteren Decidualzellen sich entwickeln, werden die ersten Anlagen etc.". Auf diese Erklärung dürfte sich das Resumé der Autoren stützen: „Die Neubildung" — nämlich die Decidua — „entsteht durch

1) Virchow's Archiv, Bd. LII. Heft 1. p. 175 etc. 1871.

Zellenwucherung in dem Bindegewebsstroma der Mucosa, in der Submucosa und in der Gefässadventitia. Von einer Antheilnahme der Drüsen, ihres Epithels und des Epithels der Uterusschleimhaut überhaupt an dieser Neubildung ist bis jetzt kein Nachweis gebracht worden".

Bei Erwägung der von Hegar und Maier völlig übergangenen und doch so eklatanten Thatsache, dass diese specifischen Decidualzellen durch ihre plattenförmige Gestalt, ihre relative Grösse, ihren mächtigen runden Kern, ihr klares, helles Protoplasma, ihre scharfen, runden Contouren, kurz, durch ihren ganzen Habitus auf alles mehr hinweisen, als auf einen bindegewebigen Ursprung, möchte man eher geneigt sein, sich auf die Seite Hennigs[1]) zu stellen, dem sich „die Infiltration der Uterinplacenta mit weissen Blutkörperchen als mögliche Quelle der berühmten grossen Serotinazellen aufdrängte". Denn zumal die Decidualzellen mit spärlichem Zellprotoplasma erinnern sicher mehr an weisse Blutkörperchen, als an bindegewebigen Ursprung, und es ist erklärlich, dass Hennig sagt, eine Zurückführung der Decidualzellen — er nennt sie „Riesenzellen" — „auf Wanderzellen, also auf weisse Körperchen der Blutgefässe," sei ihm als „wahrscheinlichste Hypothese in petto geblieben". Berechtigt aber ist auch seine Bezeichnung „Hypothese", denn für eine so wunderbare Erscheinung, dass die allen Organen gemeinsamen weissen Blutkörperchen nur im Gewebe der Gebärmutter so mächtig wachsen, oder, wie Hennig sagt, „zu grossen, epithelähnlichen Zellen mit grossen Kernen anschwellen" sollten, konnte kein erklärender Nachweis geliefert werden.

Noch ein anderer Forscher empfand bei Betrachtung des ganzen Habitus der Decidualzellen das Bedürfniss, ihren bindegewebigen Ursprung in Zweifel zu ziehen, nämlich Friedländer[2]). Friedländer stellt in seinen „anatomisch-physiologischen Untersuchungen über den Uterus" betreffs der Decidualzellen, welche er als „allerdings enorm gewucherte Bindegewebszellen der Mucosa uteri" bezeichnen zu müssen glaubte, die Frage auf, „ob nicht die Decidualzellen selbst, oder wenigstens ein Theil der-

1) C. Hennig, „Die weissen Blutkörperchen und die Deciduazellen." Archiv für Gynäk. Bd. VI p. 508 etc. Berlin 1874.

2) Leipzig 1870.

selben, von den Drüsen- oder Oberflächenepithelien abgeleitet werden muss, da ja die Form derselben viel eher an Epithel- als an gewöhnliche Bindegewebszellen erinnert". Der Grund, weshalb Friedländer sich zur Negation dieser Frage hinzuneigen scheint, dass in den von ihm untersuchten Fällen allererster Schwangerschaftsanfänge das Epithel der Oberfläche und der Drüsen noch sehr wohl erhalten war, sich ausserordentlich scharf von dem darunterliegenden Gewebe abhob, und dabei sich das letztere doch schon von denselben „epithelioiden" grossen Decidualzellen zusammengesetzt zeigte, dieser Grund dürfte beseitigt werden durch die nachfolgenden Mittheilungen.

Der einzige, der bisher auf Grund direkter Beobachtung die Entstehung der Decidualzellen aus dem Epithel herleitet, ist Dr. R. Frommel[1]). Allein bei seinen Beobachtungen handelt es sich um die Maus, und der histiologische Charakter der Decidua der Maus ist denn doch derart abweichend vom Decidualgewebe des menschlichen Uterus, dass eine Uebertragung der dort gewonnenen Anschauungen auf letzteres Objekt nicht unmittelbar zulässig erscheint. Die Decidua der Maus präsentirt sich fast wie ein compactes Epithelgewebe, nur von spärlichen Bindegewebszügen durchsetzt. Immerhin ist es von Wichtigkeit gewesen zu erfahren, dass das Epithel der Drüsen sowohl, wie des Uterinkanals bei der Bildung der Decidua vorwiegend betheiligt ist. Nach Frommel's Angaben treten an der Basis der Epithelzellen neue kleine, in toto färbbare Kerne auf, die allmählich wachsen, ohne dass es gelungen wäre, dieselben aus einer binären Theilung des Mutterkernes unter den Erscheinungen der Karyokinese herzuleiten. Wenn diese neuentstandenen Kerne eine gewisse Grösse erreicht und die Charaktere ruhender Kerne angenommen haben, d. h. eine Kernmembran und ein färbbares Fadengerüst zeigen, schnüren sich die Epithelzellen durch, und die aus den basalen Abschnitten entstehenden neuen Zellen rücken vom Epithel ab und werden Zellen der Decidua.

Meine eigenen Beobachtungen anlangend, bot sich im Bereich des corpus und fundus keine Gelegenheit, über die Entstehung der Decidualzellen Aufschluss zu erlangen. Wie ich bereits hervorgehoben habe, fehlt in diesen Regionen das Epithel grössten-

1) Aerztliches Intelligenzblatt. München 1883. Nr. 21.

theils. Es fanden sich an den Schnitten nur einzelne Epithelzellen. Diese zeigten meistens offene Nischen, als wenn die Zellen mit einem Hohlraum versehen gewesen wären, der sich geöffnet und seinen Inhalt entleert hätte. Erst in der Nähe des inneren Muttermundes begann das geschlossene, wohlerhaltene, hohe Cylinderepithel. Dieses nun zeigte sich in lebhafter Proliferation begriffen. Jeder Schnitt enthielt Zellen mit mehrfachen Kernen, oder im Innern der Mutterzelle enthaltenen, mehr oder weniger ausgebildeten Tochterzellen.

Die mehrkernigen Zellen anlangend, so fanden sich solche mit zwei, drei, fünf, sieben Kernen und darüber. Ich habe auch Epithelzellen mit mehr als fünfzehn neuen Kernen gesehen; selten fand ich sechs, niemals vier. Eine Gesetzmässigkeit in numerischer Hinsicht herrscht bei dieser Kerntheilung offenbar nicht, sondern man kann nur sagen, dass die Theilung in zwei Kerne der in eine ungerade Anzahl an Häufigkeit gleichkommt, während ein Zerfall in höhere gerade Zahlen äusserst selten, wenn überhaupt, Statt hat. Ich spreche hier von einer Theilung der Kerne, ohne indessen jemals Bilder gesehen zu haben, die auf eine binäre Theilung unter den Erscheinungen der Karyokinese oder Mytose (Flemming) deuteten. Niemals nahm ich Kernspindeln wahr, noch irgend welche andere der charakteristischen Fadenfiguren. Möglicherweise trägt die Methode die Schuld daran, dass derartige Kerntheilungsfiguren nicht hervortraten, denn, wie erwähnt, war der Uterus mit Müller'scher Flüssigkeit behandelt worden, ehe die Härtung durch Alkohol stattfand. Indessen möchte ich doch nicht annehmen, dass durch diese Behandlungsweise jede Spur des in Rede stehenden Vorganges verwischt würde. Ich glaube vielmehr, dass es sich hier um einen besonderen Modus directer Kerntheilung handelt. Die neuentstandenen Kerne sind alle gegeneinander gradlinig abgegrenzt. So lange sie dicht aneinander liegen, erscheinen die Grenzflächen dunkel. Dann rücken sie ein wenig voneinander ab, und es zeigt sich ein schmaler, heller Zwischenraum zwischen denselben. Bei einer grösseren Zahl von Tochterkernen in der Zelle haben die Kerne vielfach keilförmige Gestalt, als ob der Mutterkern durch radiäre Trennungsflächen zerfallen wäre (Fig. 35, 36, 41). Bei dieser Kernvermehrung vergrössern sich die Zellen und geben so den jungen Kernen Raum auseinander zu rücken.

An den Epithelzellen mit zwei oder mehr Tochterkernen beginnt dann eine neue Phase der Entwicklung, indem um die Tochterkerne herum eine helle, feinkörnige, an Stärke allmählich zunehmende Protoplasmaschicht sich ablagert (Fig. 39, 40, 41). Dieser Act bietet insofern Modificationen, als entweder um jeden einzelnen jungen Kern eine gesonderte, oder um mehrere zusammen eine gemeinsame helle Zone auftritt (Fig. 40, 41).

In beiden Fällen ist durch die feinere Granulation, wie durch die scharflinige Abgrenzung gegen das umliegende, dunkelkörnige Protoplasma die Bedeutung dieser hellen Zone als künftiges Protoplasma der jungen Zelle bereits erkennbar (Fig. 40, 41). Indem nun die Anfangs mehreren Kernen gemeinsame helle Region sich noch um die einzelnen gruppirt und zwischen den einzelnen Bezirken Grenzen auftreten, liegt schliesslich jeder Kern mehr weniger in der Mitte einer eigenen, kreisförmig scharf begrenzten Zone hellen Protoplasma's.

Ist hiermit die Bildung der jungen Zellen, welche in den scharf abgerundeten Contouren, dem hellen Protoplasma und dem grossen, runden, dunklen Kern bereits das charakteristische Aussehen der specifischen „Decidualzellen“ erkennen lassen, im wesentlichen vollendet, so gelangt sie definitiv zum Abschluss dadurch, dass das helle Zellprotoplasma sich contrahirt, und in Folge dessen zwischen Mutter- und der von ihr umschlossenen Tochterzelle ein die letztere ring- (Fig. 42) oder sichelförmig (Fig. 43) umgebender Hohlraum auftritt. Wir haben also folgendes Bild:

Die Epithelmutterzelle ist mächtig aufgetrieben. Ihr dunkel granulirtes Protoplasma zeigt eine scharf begrenzte, kugelige Vakuole (Fig. 42 und 43), welche die junge, schön abgerundete, helle Tochterzelle beherbergt und von derselben, je nach der Grösse, mehr oder weniger ausgefüllt wird, so dass also ein Anfangs schmaler (Fig. 42), später breiterer (Fig. 43) Hohlraum zwischen der jungen Zelle und dem mütterlichen Protoplasma liegt. Abhängig davon, ob Anfangs den einzelnen Kern eine gesonderte, oder mehrere eine gemeinsame helle Zone umschloss, weist die Vakuole nur eine (Fig. 43) oder mehrere in ihr ruhende junge Zellen (Fig. 44) auf. Zuweilen finden sich beide Bilder nebeneinander in derselben Mutterzelle. Diesen Fall veranschaulicht Fig. 45a.

Nicht immer stehen die aus einer Epithelmutterzelle hervor-

gehenden jungen Tochterzellen auf gleicher Entwicklungsstufe. Sehr oft ist bei einfacher Theilung in zwei Kerne der eine zur schönen Rundzelle mit grossem, dunklem Kern und breiter, heller Protoplasmaschicht entwickelt, während neben diesem Gebilde der andere Kern in dem dunklen Protoplasma der Mutterzelle ruhig verharrt (Fig. 42). Bei mehrfacher Theilung sieht man oft verschiedene Stadien: während um einzelne Kerne sich scharf contourirte Tochterzellen entwickelt haben, vollzieht sich an anderen offenbar eine Wiederholung des Prozesses, durch den sie aus dem Mutterkern entstanden, da dunkle Theilungslinien sichtbar sind (Fig. 44a). Oder auch, die einen gehen noch weiterer Theilung entgegen, während um die anderen schon eine helle Zone Protoplasma's sich zu differenziren beginnt. Alle Fälle aber bieten ein gemeinsames, dass nämlich von den durch Theilung entstandenen jungen Kernen zum mindesten einer von weiterer Entwicklung absteht. Ihm scheint die Rolle zuzufallen, später in der durch Zusammenziehung ihres während der Proliferation ausgedehnten Protoplasma's restituirten Mutterzelle als neuer Zellkern zu fungiren. Dieser liegt meistens, da es den jungen Zellen an Raum gebricht, etwas gekrümmt und in die Länge gezerrt der Vakuole dicht an (Fig. 41, 43, 47).

Oft fanden sich Erscheinungen, wie sie ausgeprägt in Fig. 46 gezeichnet sind. Die Mutterzelle ist kolossal aufgebläht, ihr Protoplasma zu einer dünnen Rindenschicht ausgedehnt, die eine mächtige Vakuole umschliesst, in deren Inneren ein Klumpen von enge zusammenhängenden Tochterzellen flottirt.

Was wird nun aus diesen Tochterzellen?

Ich kann die Frage nur dahin beantworten, dass die Mutterzelle die Tochterzellen gegen das subepitheale Gewebe ausstösst. Die Tochterzellen, mögen sie in grösserer oder geringerer Zahl vorhanden sein, rücken allmählich basalwärts. Sind sie in grösserer Zahl vorhanden und von einer geräumigen Vakuole umschlossen, so verschiebt sich d i e s e gegen die Basis. Man kann diese Erscheinung an Schnitten beobachten, die eine völlig intakte Lage von Epithel zeigen. Die entwickelteren Tochterzellen resp. die Haufen und Klumpen derselben liegen alle der Basalfläche des Epithels näher als der freien. Mehrfach sind mir dann Bilder begegnet, wie ich eins in Fig. 47 gezeichnet habe, wo das Protoplasma der Mutterzelle eine Oeffnung zeigt, und die Tochterzelle in die Oeffnung einzutreten im Begriff ist.

Die Bindegewebsschicht unmittelbar unter dem Epithel, besonders im oberen Theil der Cervix, war nun dicht durchsetzt von Zellen, die einerseits mit den Decidualzellen in der Region des Corpus, andererseits mit den entwickelten Tochterzellen des Epithels identisch waren. Fig. 48, 49.

Es scheint mir hiernach der Schluss unabweislich, dass die Decidualzellen epithelialen Ursprungs sind.

Bei der Dislocirung der im Epithel entstandenen Decidualzellen aus diesem Epithel in's Bindegewebe scheinen die Bindegewebsfasern eine Rolle zu spielen. Man sieht nämlich oft die junge Zelle an der basalen Grenze des Epithels von Fibrillen des Bindegewebes wie von den Branchen einer Zange umfasst. Analoges sah Harz[1]) bei der Wanderung der Ureier in's Parenchym des Ovariums sich vollziehen. Fig. 48.

Mit der Restitution der Mutterzelle, welche einstweilen noch die ihres Inhalts entleerte klaffende Lücke erkennen, bald aber, dem Druck der nachbarlichen Epithelzellen Rechnung tragend, verstreichen lässt, ist der Bildungsprozess der Decidualzellen definitiv zum Abschluss gelangt.

Gegenüber dem eventuellen Einwand[2]), dass das Auftreten der Decidualzellen in der Gefässadventitia ein Beleg sei für bindegewebigen Ursprung derselben, behaupte ich: die Decidualzellen sind Wanderzellen, — natürlich mit Beschränkung dieses Begriffes auf die Uteruswand. Hierfür spricht schon die quantitative Differenz ihres Auftretens in den verschiedenen Regionen der Mucosa: zunächst ihrer Ursprungsstätte, dem Epithel, liegen sie in dichter Masse, Zelle an Zelle (Fig. 49). Von hier aus nehmen sie zur Muscularis hin successive an Menge ab. Schon diese Thatsache dürfte meine Behauptung genügend motiviren. Aber ich habe für sie noch einen schlagenden Beweis: die Decidualzellen treten vereinzelt noch tief in der Muscularis uteri auf! (Bei dieser Beobachtung ist eine Verwechslung mit quergetroffenen Muskelzellen, deren immer viele beisammen liegen, wohl zu meiden.) Saviotti[3])

---

1) Archiv f. mikrosk. Anatomie Bd. XXII. p. 392.

2) Kölliker, Entwicklungsgesch. Leipzig 1879. p. 326 etc.

3) Giovanni Saviotti, Beitr. z. Kenntniss d. Dec. menstr. Beiträge z. Gebk. u. Gynaek. v. Scanzoni, Würzburg 69. Bd. VI. p. 219 etc.

hat ihre Existenz in der Gefässadventitia bei Decidua menstrualis constatirt. Kölliker[1]) bestätigt diesen Befund bei Decidua vera. Dass beiden Beobachtern meine Beobachtung entging, ist leicht erklärlich. Denn Saviotti hat ein kleines Stückchen ausgestossener Decidua menstrualis untersucht und sagt daher: „die mikroskopische Untersuchung bezog sich auf die Drüsen, das eigentliche Gewebe der Membran, die Fäden der äusseren Oberfläche und endlich auf die Gefässe". Ebenso lässt Kölliker bei Besprechung der Decidua vera die Muscularis uteri unerwähnt.

Ich bin entfernt von der Behauptung, dass das Epithel der Cervix in der Nähe des inneren Muttermundes die ausschliessliche Bildungsstätte der Deciduazellen sei, sondern ziehe aus den Beobachtungen am hier besprochenen Objekte nur den Schluss, dass einmal die Decidualzellen epithelialer Herkunft sind, und dass im speciellen auch das Epithel im oberen Theil der Cervix sich an dieser Produktion betheiligt. Es scheint mir aber zweifellos, dass auch im corpus die epitheliale Entwicklung der Decidualzellen statt hat; die Formen der im cavum corporis vorhandenen Epithelien und ihre Trümmer weisen zum Theil entschieden auf denselben Prozess hin. Desshalb sehe ich einer hierauf gerichteten Untersuchung mit gespanntem Interesse entgegen.

Weil aber das nach Phosphorvergiftung pseudomenstruirende corpus uteri in dem Stadium, wo es zur mikroskopischen Untersuchung gelangt, kaum jemals Innenflächenepithel aufweisen wird, dürfte der auf dieses gerichteten Untersuchung ein im allerersten Stadium der Gravidität befindlicher Uterus als geeignetes Objekt dienen. Während der Entstehungszeit dieser Arbeit stand ein solches, sicher seltenes Präparat leider nicht zur Verfügung.

Hiermit schliesse ich meine Arbeit ab. Fernere Untersuchungen werden ergeben, ob die für den Pseudomenstruationsprozess berechtigten Erklärungen vielleicht in weit grösserem Umfange von Gültigkeit sind für die normale Menstruation, als ich auf Grund der von letzterer bisher vorhandenen Kenntniss behaupten zu dürfen glaubte.

Vorliegende Arbeit entstand in der Zeit vom December 1883 bis zum October 1884 im histiologischen Institut zu München unter

4) Köllicker, Entwicklungsgesch. p. 326.

der Leitung des Herrn Professor Kupffer. Meinem hochverehrten Lehrer an dieser Stelle aufrichtigen, innigen Dank auszusprechen für die in Rath und Belehrung mir jederzeit so gütig gebotene Hülfe, ist mir dringendes Bedürfniss! Ferner danke ich Herrn Obermedicinalrath Professor von Ziemssen und Herrn Professor Dr. Bollinger für die Erlaubniss, die Krankengeschichte und den Sectionsbericht, welche mir freundlichst zur Verfügung gestellt wurden, meiner Arbeit einverleiben zu dürfen. Herr Geheimrath Professor Dr. Winckel und Herr Präparator A. A. Böhm hatten die Güte, die auf meine Arbeit bezügliche, sehr umfangreiche Literatur mir zugänglich zu machen. Auch Ihnen ist in Ergebenheit mein verbindlichster Dank gesagt!

München, den 1. April 1885.

Martin Overlach, cand. med.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel X und XI.

Fig. 1. Flimmerepithel einer Glandula utricularis. Gefärbt mit Picrocarmin. Vergrösserung: 600.

Fig. 2. Flimmerepithel einer Glandula cervicis. Gefärbt mit Hämatoxylin. Vergrösserung: 600.

Fig. 3. Senkrechter Schnitt durch die pseudomenstruirende mucosa corporis. a = Arterien. d = Drüsenquerschnitte. c u = cavum uteri. m = muscularis. v = Venen. Die Venen erscheinen prall gefüllt, ausserdem diffuse Infiltration des Gewebes mit Blutkörperchen. Vergrösserung: 50.

Fig. 4. Querschnitt einer Plica palmata. Gefärbt mit Marron! pl = Falten. p pl = Papillen der Plica. d = Drüsenquerschnitte. Das Blut zeigt eine charakteristische lebhaft rothe Färbung bei bräunlicher Tinktion des Epithels und Bindegewebes. Vergrösserung: 30.

Fig. 5. Querschnitt einer Gland. utricularis aus der pseudomenstruirenden Mucosa. Im klaffenden Lumen ein Complex runder Decidualzellen. Die Flimmercilien zum Theil erhalten. Färbung mit Picrocarmin. Vergr.: 350.

Fig. 6. Stachelzellen aus dem geschichteten Plattenepithel der Port. vaginalis. Färbung mit Alauncarmin. Rindenschicht blass grau-rosa, Kern rosa tingirt, Stacheln deutlich und dunkel, die Kerne zum

Theil in Fadengerüsten schwebend, Hohlräume scharf contourirt. Vergrösserung: 600.

Fig. 7. Senkrechter Schnitt durch die obere Region der mucosa cervicis. g c = Glandula cervicis. p = Papille. c u = cavum uteri. Das Oberflächenepithel ist abgestossen. Färbung mit Hämatoxylin (Böhmer). Vergrösserung: 60.

Fig. 8—24. Isolirte Cervixepithelien aus der Nähe des os externum. Fig. 8 bis 16 Keulenform, Fig. 17 bis 24 Uebergänge zu normalen Becherzellen. Fig. 24: Becherzellen mit Zelldeckel und Resten von Cilien! Vergr.: 600.

Fig. 25—29. Ausstossung eines Kernes bei Schleimsekretion der Cervixepithelien. Färbung mit Alauncarmin. Vergr.: 600.

Fig. 30. Gewebsparthie von einer Plica. Uebergang vom hohen Epithel der Plica zu dem niederen der aufsitzenden Papille. Zeiss. Ocular 3. Objectiv C.

Fig. 31. Schleimhautpartie aus der Region des os internum. Eine glandula cervicis in unmitelbarer Nähe einer schlauchförmigen Glandula utricularis; erstere von mächtigem cylindrischem, letztere von niederem prismatischem Epithel ausgekleidet. m = Schleimhautgewebe. G l c = glandula cervicis. Gl u = glandula utricularis. Zeiss. Ocular 3. Objectiv C.

Fig. 32 bis 38. Kernvermehrung an Cervixepithelien. Vergr.: 600.

Fig. 39. Beginnende Ablagerung einer hellen Protoplasmazone um den getheilten Kern. Vergr.: 600.

Fig. 40 u. 41. Verbreiterung der hellen Protoplasmazone. Vergr.: 600.

Fig. 42. Beginnende Schrumpfung des hellen Zellprotoplasma's und in Folge dessen Auftreten eines schmalen Hohlraumes um die junge Zelle herum. Vergr.: 600.

Fig. 43, 44, 45, 46. Fertige Decidualzellen in Hohlräumen der Epithelmutterzellen. Vergr.: 600.

Fig. 47. Trennung des Protoplasma's der Mutterzelle an der Basis und beginnender Austritt der Decidualzelle. Vergr.: 600.

Fig. 48. Eintritt der Decidualzellen aus dem Epithel in's subepithiale Gewebe Vergr.: 600.

Fig. 49. Superepitheliales Gewebe mit eingelagerten Decidualzellen. Vergrösserung: 600.

Die Fussdrüsen der Insekten.

Von

Friedr. Dahl aus Neustadt i. Holst.

Hierzu Tafel XII und XIII.

Nachdem noch bis vor Kurzem eine interessante Frage der Zoologie, wie es den Insekten möglich sei, an glatten Flächen emporzuklimmen, bei deutschen Forschern fast unberücksichtigt geblieben war, empfanden in den beiden verflossenen Jahren gleichzeitig Mehrere diesen Mangel und suchten ihn gleichzeitig und unabhängig von einander durch eingehende Untersuchungen zu beseitigen.

Leider treten bei derartigen, gleichzeitigen Bearbeitungen in neuerer Zeit gewöhnlich sehr wenig sachlich gehaltene Streitschriften zu Tage; die Wissenschaft hat aber immerhin den Nutzen davon, dass der Gegenstand sofort auf das Gründlichste bearbeitet wird und die Resultate deshalb schliesslich um so sicherer sein müssen. Bei vorkommenden Differenzen sieht sich auch der Unbetheiligte genöthigt, sich, wo möglich, durch kurze eigene Untersuchungen ein Urtheil zu verschaffen und trägt desshalb auch seinerseits mehr oder weniger zur Lösung der Frage bei. Wir aber, die wir zuerst eingehender über den Gegenstand gearbeitet haben, dürfen uns wohl berufen fühlen, allen Denjenigen, welche sich der Sache nicht in gleichem Maasse widmen können, die geeignetste Art der Untersuchung anzugeben und das Für und Wider vor Augen zu stellen. So soll denn diese kleine Arbeit noch einmal den anatomisch-histologischen Theil einer genaueren Prüfung unterziehen.

Der erste, der von den neueren Autoren einige vorläufige Mittheilungen machte, war Dewitz[1]). Seine Angaben enthielten aber soviel Verkehrtes, dass ich mich nicht veranlasst sah, meine Untersuchungen aufzugeben. In seiner neueren ausführlichen Ar-

1) Sitzungsbericht d. Gesellsch. naturf. Freunde zu Berlin. 1882 p. 5 u. 109.

beit[1]) stimmen die Ansichten von Dewitz allerdings in vielen Punkten mit den meinigen überein, welche ich zuerst in einer vorläufi- Mittheilung[2]) und dann in einer eingehenderen Arbeit[3]) veröffentlichte. Da nun die Resultate, in denen wir übereinstimmen, auch schon von Andern anerkannt sind, so unterlasse ich es, hier noch weitere Begründungen zu geben und berücksichtige nur die Punkte, in denen wir von einander abweichen.

Ich will gleich von vorn herein erwähnen, dass ich in einer Beziehung von meiner früheren Ansicht abweiche oder vielmehr zu einer Ansicht zurückkehre, welche auch ich mir ursprünglich bei meinen Untersuchungen bildete. Ich sehe mich nach fortgesetzter Untersuchung eines besseren Materials veranlasst, die gefaltete Matrix im Fusse gewisser Orthopteren doch als Drüsen anzusehen. Wie ich sogleich zeigen werde, sind die zwei Gegengründe, die ich mir selbst entgegenhielt und die mir allerdings in den Entgegnungen bis jetzt noch nicht widerlegt sind, hinfällig. Ich gab damals an, dass einerseits nicht überall entsprechende Gebilde vorkommen[4]) und dass andererseits für eine dicke Chitinhülle auch starke Matrixzellen nöthig seien[5]).

Mit einer hinreichenden Genauigkeit beschrieben und dargestellt sind bis jetzt allein die Drüsen mancher Orthopteren. Alles Uebrige ist entweder ungenügend beschrieben oder ganz verkannt oder übersehen. Ich gebe hier desshalb eine vergleichende Uebersicht der Verhältnisse bei allen Insekten.

Beginnen will ich mit den Käfern, nicht weil bei ihnen die Verhältnisse am einfachsten liegen, sondern weil wir in dieser Ordnung die verschiedensten Formen von Drüsen finden und zwar z. Th. sehr charakteristisch ausgebildet. Als Typus dieser Ordnung wähle ich *Saperda carcharias L.*

Die Fusssohle von Saperda ist mit gleichlangen Borstenhaaren dicht besetzt (vergl. Fig. 17). Die Borstenhaare sind schwach, S-förmig gebogen. Nahe vor dem Ende erweitern sie sich stark in der Breite (Fig. 16), dagegen sind sie vorn an einer Stelle stark

---

1) Pflüger's Archiv f. d. ges. Physiologie Bd. XXXIII. p. 440.

2) Zoolog. Anzeiger VII. p. 38.

3) Archiv f. Naturgesch. Jahrg. 50, Bd. I, p. 146. Separat als Inaugural-Diss.

4) Arch. f. N. Bd. L. I. p. 167.

5) l. c. p. 166.

eingeschnürt (Fig. 17) und von dieser Stelle an wird die Chitinmasse zarter und desshalb auch weit durchsichtiger. Die Unterseite des Endtheils (htl), die beim Auftreten die Fläche berührt, ist vollkommen gerundet und lässt desshalb die Auffassung als Saugnapf nicht zu. An der Oberseite sind zunächst einige grössere Härchen und am Rande herum noch mehrere kleinere. Alle diese Börstchen sind oben und können desshalb beim Auftreten nicht mit der Fläche in Berührung kommen. Die Hafthaare sind bis nahe vor der Spitze hohl oder vielmehr mit einem äusserst lockern Gewebe gefüllte Röhren. Man erkennt dies am leichtesten, wenn man sie gehörig austrocknet, da dann der Innenraum mit Luft gefüllt ist und sich deshalb scharf gegen die Wände abgrenzt. Die Austrocknung gelingt am schönsten und vollkommensten, wenn man den Fuss vorher mit Kalilauge kocht. Bequemer aber ist es und fast ebenso sicher, wenn man ihn längere Zeit in Aether liegen lässt, da in Aether sich das Sekret vollkommen zu lösen scheint. Bringt man alsdann die abgeschnittenen Haare auf einen Objectträger und legt diesen einige Tage auf einen warmen Ofen, so sieht man den Hohlraum im Innern, in welchem ein lockeres Gewebe, das auch durch Kochen mit Kalilauge nicht vollkommen zerstört wird, beim Zusammentrocknen dünne Querwände bildet. Nach dem Ende hin scheint das innere Gewebe dichter zu werden; denn die sich bildenden Querwände rücken hier näher zusammen und nahe vor der Einschnürung bricht der Hohlraum plötzlich vollkommen ab. In dem durchsichtigen Endtheil tritt selbst bei starker Austrocknung nie ein Luftraum auf. Auch sieht man den Hohlraum nirgends nach aussen münden, was gerade dann, wenn dieser Kanal mit Luft gefüllt wäre, sehr leicht müsste erkannt werden können. — Untersucht man ein nicht ausgetrocknetes Hafthaar, nachdem man sich den Endtheil in der breiten Seite zur Ansicht gebracht hat, so bemerkt man, dass die festere Chitinmasse der Wandung nach dem durchsichtigeren Endtheil hin allmählich dünner wird, so dass das scheinbare Lumen sich hier erweitert, bis schliesslich die ganze Masse durchscheinend ist und kaum noch eine Wandung erkennen lässt. — Lässt man in den erweiterten, zarteren Endtheil des Hafthaares eine Farbe, die nicht allzu leichtflüssig sein darf, theilweise eindringen, so sieht man nicht etwa dunkle Streifen, wie man sie stets in Präparaten wahrnehmen kann, welche wirkliche Kanäle enthalten, sondern die Farbe dringt von innen

sowohl als von aussen ganz gleichmässig wolkig vor. Das Eindringen der Farbe geht aber weit schneller von innen vor sich. Von aussen dringt sie nur dann schneller vor, wenn der zarte Endtheil irgendwie verletzt ist. Man erkennt daraus, dass auch der zarte Endtheil immerhin noch von einer feinen dichteren Hülle umgeben ist, die man wegen ihrer äusserst geringen Dicke auch in Längsschnitten nur schwierig beobachten kann.

Fassen wir die Resultate aus den angeführten Beobachtungen zusammen, so ergiebt sich kurz folgendes: Die Hafthaare sind umgewandelte Chitinhaare, deren Endtheil erweitert ist. Am Grunde sind sie röhrenförmig und mit einem äusserst lockeren Chitingewebe gefüllt; im Endtheil wird die Wandung zu einer äusserst feinen Membran, die sich wenig scharf gegen die hier bedeutend dichtere aber doch noch sehr leicht und vollkommen gleichmässig durchtränkbare Innenmasse abgrenzt.

Betrachten wir nun zunächst zur Vergleichung die Hafthaare der übrigen Käfer, so werden wir überall denselben Bau finden, doch können die angegebenen Verhältnisse in den einzelnen Gattungen in dieser oder jener Hinsicht nur noch weit klarer und sicherer beobachtet werden.

Die kleinen Härchen auf der Oberseite des erweiterten Endtheils sind weit verbreitet. Gewöhnlich aber sind sie kleiner und treten oft nur als kleine Höckerchen auf. Bei manchen Arten findet man eine grössere Anzahl derartiger Höckerchen wie z. B. bei *Ocipus cupreus Rossi* (Fig. 8). Bei andern ist dagegen auf jedem Haar nur ein einzelner Höcker vorhanden; so bei manchen Rüssel- und Blattkäfern. Sieht man ein solches Haar von der flachen Seite unter dem Mikroskop, so glaubt man nicht einen Höcker, sondern eine runde, ins Innere führende Oeffnung zu sehen. Ich bin desshalb fest überzeugt, dass auch Dewitz[1]) seine Fig. 1 nach einem solchen Haar entworfen hat, obgleich ich den von ihm erwähnten Käfer nicht untersuchen konnte. Seine Zeichnung stimmt fast genau mit dem mikroskopischen Bilde überein, welches z. B. ein Hafthaar unserer *Chrysomela goettingensis L.* (Fig. 10b) liefert. Die Aehnlichkeit mit einer Oeffnung ist um so täuschender, je kleiner der Höcker ist. Am leichtesten überzeugt man sich indessen immer, wenn man ein Haar genau von der schmalen Seite

1) Pflüger's Archiv etc. Taf. VII.

beobachtet (Fig. 10 a). Man sieht dann nicht nur deutlich die rundliche Erhöhung, sondern erkennt auch leicht, dass dieser Höcker nichts mit dem Hohlraum des Haares zu thun hat. Allerdings kann man sich auch überzeugen, ohne dass man ein Haar in dieser Lage sieht. Betrachtet man ein Haar etwas schräge von oben, so ist die dunkelste Schattirung immer an der abgewendeten Seite. Wäre es eine Grube, so müsste sie an der zugewendeten Seite sein. Und ausserdem sieht man hier, dass ein Zusammenhang der dunklen Linien mit der innern Höhlung nicht vorhanden ist. Bei *Donacia* und *Cassida* sind die Haare gabelförmig gespalten[1]). Beide Arme sind hier gleich lang und treten beide mit der Grundlage in Berührung.

Die Masse, welche den Innenraum ausfüllt, lässt sich am besten an solchen Hafthaaren untersuchen, welche stark erweitert sind. Dahin gehören namentlich diejenigen der Carabiden und Dytisciden, welche sexuellem Zwecke dienen. Selbst die grossen Saugnäpfe unter den Vorderfüssen des männlichen Dytiscus ist, darüber kann kein Zweifel obwalten, ein umgewandeltes Chitinhaar. Und desshalb stimmen auch diese im allgemeinen Bau mit den übrigen Hafthaaren überein.

Trocknet man ein Hafthaar von *Feronia* (*Omaseus*) *vulgaris L.* in der oben angegebenen Weise aus, so zeigt sich, dass der Stiel nicht von einem ununterbrochenen Hohlraum durchzogen wird,

---

1) Simmermacher (Zeitschrift f. wissensch. Zool. Bd. XL, p. 523) bestreitet allerdings die Gabelung, die schon Tuffen West (Transact. of the Linn. Soc. of London. Vol. XXIII) beobachtet hatte, da sich aber Jeder leicht schon bei schwacher mikroskopischer Vergrösserung eines trockenen Haares von der Richtigkeit dieser Angabe überzeugen wird, so glaube ich darüber nicht weitere Worte verlieren zu sollen. Da die Simmermacher'sche Arbeit in ihren mikroskopischen Details überhaupt ziemlich mangelhaft ist, und es z. Th. recht schwer ist zu erkenner, wie sich die Fehler erklären lassen, so verzichte ich darauf, näher auf das Einzelne einzugehen, zumal da auch schon von Andern dieser Mangel erkannt wurde. Als Beispiel nenne ich nur Einiges: Die Tarsen der Orthopteren sollen nach ihm auch an der Unterseite behaart sein. Er verlegte aber offenbar bei durchsichtig gemachten Präparaten die Haare der Oberseite an die Unterseite. — Die feine Linie zwischen den Gabelzinken in Fig. 52 wird vielleicht dadurch erzeugt sein, dass sich zwischen denselben ein Tröpfchen einer anderen Flüssigkeit befand. Wie man dagegen die Krallen der Hornisse übersehen kann (S. 547 u. Fig. 61), ist mir noch nicht klar geworden.

sondern dass er vielmehr von einer lockeren Masse angefüllt ist, welche mehrere neben einander herlaufende und z. Th. communicirende Röhren enthält. Vor dem erweiterten Ende treten dieselben auseinander und enden dann in der Gegend, wo das Haar zart und durchscheinend wird (vergl. Fig. 6). Ich glaubte früher beobachten zu können, dass sich die Röhren in viele kleine Röhrchen spalten, welche mir sämmtlich an der gerundeten Endfläche auszumünden schienen. Bei einer Austrocknung aber müssten auch die feinen Röhrchen mit Luft gefüllt sein, und wenn sich auch ein Theil durch Zusammentrocknen des zarten Gewebes schliessen würde, so müssten doch nothwendig einige als Lufträume erhalten bleiben. Freilich könnten die Röhrchen zu eng sein, um einzeln wahrgenommen werden zu können, es müsste aber dann die ganze Masse durch unregelmässige und wiederholte Lichtbrechung undurchsichtig werden, was ebenfalls nicht der Fall ist. Der Endtheil des Haares bleibt vielmehr bei der oben angegebenen Behandlung vollkommen durchsichtig. — Lässt man in zerschnittene Hafthaare von demselben Käfer Farbe eindringen, so färbt sich im oberen Theil zunächst nur das Innere, während die festere Aussenwand nur von sehr dünnflüssigen Tinctionsmitteln leichter durchdrungen wird. Anders verhält es sich mit dem zarteren Endtheil. Er färbt sich auch von aussen verhältnissmässig schnell. Die Farbe dringt aber nicht in Streifen, sondern gleichmässig wolkig vor. Auch im Stiel zeigt sich nichts von einer Streifung. Man muss also wohl annehmen, dass die lockere Masse gleichmässig den Stiel anfüllt, und dass nur infolge eines festeren Zusammenhanges in der Längsrichtung die oben erwähnten, unregelmässigen Röhren hervortreten. Die feinen Streifen im Endtheil, die ich früher für Kanäle ansah, halte ich jetzt für festere Chitinfasern, welche dazu beitragen, den biegsamen Theil ausgespannt zu erhalten. Wir werden derartige Fasern in grosser Anzahl und von z. Th. bedeutender Dicke sogleich bei Betrachtung der Saugnäpfe von Dytiscus kennen lernen. Demselben Zwecke scheinen auch einige verdickte Falten, welche quer über den erweiterten Theil verlaufen, zu dienen.

Nahe verwandt mit den Hafthaaren von *Feronia* sind diejenigen der Gattung *Carabus*. Man erkennt dies besonders am Sagittalschnitt (Fig. 7 u. 11a). Der Endtheil ist hier aber weit schmäler (Fig. 11b), und erscheint desshalb, von der breiten Seite gesehen,

fast wie ein Saugnapf oder eine der Länge nach hohle, am Ende offene Saugröhre, wie Simmermacher es beschreibt und auch Graber[1]) es zuzugeben scheint. Dass es aber keine am Ende vertiefte Saugvorrichtung ist, das sieht man sofort in einem Sagittalschnitt dieses Theils, deren man stets einige an einem guten Längsschnitt des Fusses findet. Man bemerkt dann, dass das Ende allerdings etwas flächenförmig ausgebreitet ist, so dass sich ein grösserer Theil der Unterlage anzulegen vermag, dass aber die Ränder sogar etwas zurückgeschlagen sind, und entschieden erst beim Auftreten sich auf der Grundlage ausbreiten. Die Stützfalten erstrecken sich hier ringförmig um den weichen Endtheil herum und hängen z. Th. etwas spiralig zusammen.

Erinnern wir uns jetzt noch einmal der Höckerchen und Dörnchen am Endtheil gewisser Hafthaare, so lässt sich eine gewisse Analogie mit den hier beschriebenen Falten kaum in Abrede stellen. Wir werden also auch dort wohl Stützvorrichtungen für den weichen Endtheil vor uns haben.

Am schönsten sind alle beschriebenen Theile an den grossen Saugnäpfen eines männlichen *Dytiscus* zu untersuchen und ich hätte desshalb eigentlich mit diesem beginnen können. Es lag mir aber gerade daran, zu zeigen, dass wir alles auch schon an den gewöhnlichen Hafthaaren feststellen können, um nun den Bau der Saugnäpfe als einen unerschütterlichen Beleg alles Gesagten benutzen zu können. Dass die Saugnäpfe umgebildete Hafthaare, sind, bezweifelt jetzt wohl keiner mehr, weil einerseits alle Theile genau einander entsprechen und zweitens eine ganz allmählich von der einen zur andern Form führende Reihe aufgestellt werden kann. Die Saugnäpfe aber sind gross genug, um die Zerlegung in eine Anzahl dünner Schnitte in jeder Richtung zu gestatten.

Wir können an einem grossen Saugnapf (Fig. 2) unterscheiden: erstens stützende, feste Chitinmassen und zweitens lockere Chitinmassen, welche das Drüsensekret weiter zu leiten haben. Betrachten wir zunächst die stützenden Theile: Das äussere Chitinintegument des Fusses theilt sich am Grunde des Saugnapfstieles (bei k) in zwei Lamellen, von denen die innere sich stark verdickt und sich becherförmig in das Innere des Fussgliedes hinein fortsetzt (bw). Die Becherwand ist von grossen Kanälen quer durch-

1) Biolog. Centralblatt IV, p. 568.

setzt. Die Kanäle sind nur durch dünne aber feste Wände getrennt. Gegen den Innenraum des Fussgliedes münden sie in ihrer ganzen Weite. Nach aussen dagegen, d. i. gegen den Innenraum des Bechers, schliessen die Ränder der einzelnen Kanäle gerundet zusammen, lassen aber über jedem Kanal eine kleine, runde Oeffnung frei. Die äussere Lamelle des Integuments (bei k) setzt sich zunächst in eine dünne, biegsame Gelenkhaut fort, welche an ihrer andern Seite in die feste Aussenwand des kurzen Saugnapfstieles (hh) übergeht. In der Wandung des Bechers entspringen, und zwar in der Mitte des Grundes, mehrere kreisförmig gestellte Stäbe (st), welche die Mitte des Bechers senkrecht nach unten durchsetzen, wobei sie in einer schwach gedrehten Spirale verlaufen. In ihrem weiteren Verlaufe durch den Saugnapfstiel öffnet sich der Kreis an der einen Seite und wird dabei elliptisch (Fig. 1 st). Vor dem Innenrande des tellerförmigen Saugnapfes weichen die Stäbchen auseinander, biegen um und verlaufen nun strahlenförmig nahe unter der Aussenfläche des Tellers bis zum äussersten Rande desselben (Fig. 2 gr, st). Dabei gabeln sie sich wiederholt (Fig. 3), so dass ihre gegenseitige Entfernung immer annähernd dieselbe bleibt. Parallel mit diesen Strahlen verlaufen in der Nähe der Innenfläche in der Tellerwandung feinere und dichtere Chitinstrahlen (Fig. 2 kl, st), die sich ebenso zertheilen. Die Fig. 4 zeigt den Querschnitt eines Stückes der Tellerwandung mit den stärkeren (gr, st) und schwächeren Strahlen. Man sieht an derartigen Querschnitten sofort, dass die Strahlen vollkommen massiv sind. Ausser den genannten dickeren Chitinstäben findet man noch viele feine Fäserchen, welche von jenen Stäbchen auslaufen und sich vielfach zertheilen. Zunächst entspringen Fasern am Grunde des Bechers (bw) und verlaufen im Bogen nach der Gelenkhaut hin, ohne jedoch dieselbe ganz zu erreichen. Eine zweite Parthie zweigt sich von der Oberseite der Stäbchen, etwa an der Umbiegungsstelle, ab. Die Fasern verlaufen, indem sie sich vielfach zertheilen, an die obere Wand des Bechers (fs). Die Wandung wird aber von einem grossen Theil derselben nicht erreicht. Eine dritte Parthie schliesslich entspringt an der Unterseite der Stäbchen, etwa an derselben Stelle. Ein Theil dieser Fasern tritt an die Innenwand des Bechers, ein anderer setzt sich in den feinen Strahlen bis zum Rande fort. Da die dicken Stäbchen keine Röhren sind, so könnte man etwa diese Fasern dafür halten. Dagegen spricht: 1) die allgemeine Aehnlichkeit mit den

dickeren Strahlen; 2) der Umstand, dass sie weder im Querschnitt noch in der Seitenansicht doppelte Konturen zeigen; 3) der Verlauf (vom Grunde des Bechers verlaufen nur Fasern schräge nach aussen und nicht nach unten), und 4) besonders der Umstand, dass viele von ihnen nicht die Aussenfläche erreichen, sondern vorher blind endigen.

Alle genannten festen Chitintheile liegen in einer lockern, sehr leicht und schnell tingirbaren Chitinmasse, die beim Eintrocknen sich stark zusammenzieht. Aeusserlich ist dieselbe von einer zarten Membran abgeschlossen, welche selbst bei starker Vergrösserung kaum erkennbar ist.

Am Aussenrande des Tellers befinden sich zarte Franzen, welche nahe vor dem Rande, etwas nach oben entspringen und nach aussen vorragen (Fig. 3 und 2 hl.).

Die Saugnäpfe sind bekanntlich nur beim Männchen vorhanden und dienen zum Festhalten des Weibchens bei der Kopulation. Ihre Wirkungsweise wird etwa folgende sein: Das kreisförmig gestellte Bündel fester Stäbe im Innern, welches fest mit der Becherwand und durch diese mit der Chitinhülle in Verbindung steht, ermöglicht ein festes Andrücken des Saugnapfes, ohne dass der sonst lockere Stiel zusammengedrückt wird. Die einzelnen Stäbe biegen sich, wenn der Rand des Saugnapfes mit der Unterlage in Berührung kommt, weiter zurück, indem die dazwischen befindliche, weiche Masse etwas nachgiebt. Da aber der mittlere Theil wegen der Festigkeit der Stielstäbe nicht zurückweichen und desshalb der Innenraum des Saugnapfes sich nicht vergrössern kann, so muss dabei die Luft oder vielmehr das Wasser unter dem Rande entweichen. Die Gelenkhaut am Grunde des Stieles gestattet eine geringe Verschiebung des ganzen Napfes und damit ein gleichmässiges Anlegen auch dann, wenn derselbe sich nicht genau wagerecht der Unterlage nähert. Wird nun der Fuss zurückgezogen, so tritt zunächst die Mitte zurück, einerseits weil der Stiel sich in der Mitte befindet, besonders aber desshalb, weil die Elasticität der Stäbe diese wieder in ihre ursprüngliche Lage zu bringen sucht d. h. mit dem Rande auf der Unterlage gestützt die Mitte zurückschiebt. Hierbei kann aber das Wasser nicht nachfliessen, weil der Rand des Saugnapfes ebenso wie die Flügeldecken des Weibchens durch Hautdrüsen gefettet ist und sich desshalb wasserdicht angelegt hat. Wo etwa eine kleine Oeffnung

bleibt und das Wasser einfliessen könnte, da werden die feinen Franzen des Randes angesogen und verstopfen sie.

Im Anschluss an die grossen Saugnäpfe von *Dytiscus* will ich kurz den Bau der kleinen Saugnäpfe (Fig. 5) erwähnen, die eine vorzügliche Mittelstellung zwischen jenen und den oben beschriebenen Hafthaaren der Carabiden einnehmen. Zunächst ist hier ein langer Stiel vorhanden, der nicht vierseitig ist, wie bei den grossen Saugnäpfen (Fig. 1) sondern gerundet. Der Becher, an welchem der Stiel befestigt ist (Fig. 5 b), ist klein und der Theil desselben, der die Kanäle enthält, bildet eine ringförmige Wulst. Die Stäbe im Innern des Stieles (st) sind weit schwächer und setzen sich als sehr dünne Strahlen im Saugnapfe (sn) fort. Der letztere ist mit dem am Ende verengten Stiel etwas beweglich verbunden und trägt am Rande keine Franzen.

Fassen wir wieder die Resultate kurz zusammen, so können wir zu dem schon oben ausgesprochenen, allgemeinen Satze noch folgendes hinzufügen: Die weichen Theile der Hafthaare werden durch festere Theile gestützt, die theils als Stäbe im Innern, theils als Falten oder Höcker an der Oberfläche auftreten.

Nachdem wir die Hafthaare der Käfer kennen gelernt haben, wenden wir uns den Drüsen zu, um auch hier wie dort die Formen vergleichend durchzugehen. Als Typus kann wieder *Saperda carcharias L.*, gelten. Wie schon oben angedeutet wurde, habe ich jetzt überall unter den Haftorganen eigenthümliche, stark entwickelte Zellen gefunden. Da nun aus den Haaren ein leicht erkennbares Sekret ausgeschieden wird, welches, wie ich schon in meiner früheren Arbeit gezeigt habe[1]), nicht mit der Blutflüssigkeit übereinstimmt, so werde ich die Zellen ohne Weiteres Drüsen nennen.

Die Hafthaare (Fig. 17 hh) stehen auf Kanälen, welche die deutlich geschichtete Chitinhülle durchsetzen. Unmittelbar vor dem Ende des Haares befindet sich in dem Kanal eine kleine Erweiterung (e), welche sich besonders intensiv färbt. In seinem weiteren Verlaufe theilt sich der Kanal in einige Arme (g), über denen je eine grössere Zelle (fdr) liegt, die wir als Drüse deuten müssen. Die Zellen unterscheiden sich von den Matrixzellen

---

1) Arch. f. Naturg. 50. p. 167. Diss. p. 22.

durch ihre weit bedeutendere Grösse, ihren grossen, runden, stark granulirten Kern und einen birnförmigen, helleren Hof (h) vor der Mündung des Kanals, welcher als Lumen der Drüse zu deuten sein wird. Die Matrixzellen sind von den Drüsenzellen stark zusammengedrängt und desshalb liegen ihre kleinen länglichen Kerne gehäuft zwischen den Mündungen der Kanäle. Da die Drüsenzellen gegen den Innenraum des Fusses durch eine vollkommen ebene Fläche abgegrenzt sind, so liegt die Vermuthung nahe, dass sie nur umgewandelte Matrixzellen seien. Was sich gegen diese Annahme einwenden lässt, werden wir weiter unten sehen. Ausser den eben beschriebenen Drüsenzellen sind bei Saperda noch Drüsen anderer Art vorhanden, welche nicht auf die Fusssohle beschränkt sind, sondern mehr oder weniger an allen Körpertheilen auftreten. Sie wurden eingehender zuerst von Leydig[1]) beschrieben. In ihrer einfachsten Form sind dieselben folgendermaassen gebaut: Eine grosse gerundete Zelle ist quer von einer engen Röhre durchzogen (Fig. 17 hdr′ zeigt einen Querschnitt), deren Wände chitinös aber doch stark tingirbar sind. Um die Röhre befindet sich ein lichterer Hof, welcher wieder von einer dunkleren Röhre umgeben ist. Das Ganze ist nebst dem angrenzenden grossen, runden Kern in die Plasmamasse der Zelle eingelagert. Das Protoplasma zeigt eine netzartige, nach dem Rande hin ziemlich grossmaschige Struktur und ist entweder durch eine scharfe Membran vom Blutraum abgegrenzt oder geht auch ziemlich unmerklich in jenen über. In den allermeisten Fällen ist die Röhre im Innern nicht gerade, sondern mehr oder weniger gebogen, oft fast kreisförmig. Auch sind die Zellen selten einfach, sondern gewöhnlich sind etwa drei zusammengeschmolzen (hdr″). Die Röhre endet am einen Ende blind, am andern setzt sie sich als gleichweite Chitinröhre zum äussern Integument fort, durchsetzt Matrix und Chitinhülle und mündet in einer feinen runden Oeffnung zwischen den Hafthaaren. Der chitinisirte Ausführungskanal ist von einer sehr dünnen Plasmalage umgeben, welche in der Matrix einen langen schmalen Kern enthält. Die Drüse ist in ihrer einfachsten Form also nicht einzellig, wie Leydig meint, sondern zweizellig, vorausgesetzt, dass wir den Ausführungskanal als einen Theil der Drüse ansehen. Drüsen dieser Art findet man, wie

1) Arch. f. Anat. u. Physiol. Jahrg. 1859.

schon erwähnt, an allen Körpertheilen. Ueber ihren Ausführungsgängen stehen niemals Haare, sondern sie münden immer frei an der Oberfläche. Sie scheinen wie unsere Talgdrüsen die Haut einzufetten und man hat sie desshalb mit Recht Hautdrüsen genannt.

Unter den Bock-, Rüssel- und Blattkäfern ändert der Bau der Fusssohle nur wenig ab, so dass die gegebene Darstellung von Saperda annähernd auf alle übertragen werden kann. Merkliche Abweichungen zeigen dagegen die Telephoriden, zu denen wir jetzt zunächst übergehen wollen.

Die Drüsen von *Telephorus* wurden schon sowohl von Dewitz als von mir beschrieben. Beide Darstellungen sind aber nur theilweise richtig. Untersuchen wir einen Längsschnitt durch die Fussglieder von *Rhagonycha melanura L.*, so sehen wir folgendes: Die Sohle ist dicht mit gleichlangen Haaren bestellt, welche namentlich am vorletzten Gliede am Ende etwas gerundet erweitert sind. Die Haare (Fig. 9 hh) stehen auf Kanälen, welche das Chitinintegument (ch) durchsetzen. Ueber den Kanälen treffen wir auch hier grosse Zellen (fdr'), welche wir entschieden als Drüsenzellen zu deuten haben. Dieselben ragen hier aber weit über die Matrix hinaus, in das Innere des Fussgliedes hinein. Sie sind theils einfach und birnförmig (fdr') mit einem grossen, runden, stark granulirten Kern und einem helleren Hof vor der Mündung eines Kanals. Theils sind sie auch zu zwei und drei zu einer runden Masse verschmolzen (fdr). Die Verschmelzung hat so vollkommen stattgefunden, dass man gewöhnlich nur noch an der Zahl der Kerne und der hellen Höfe die Mehrzelligkeit dieser Massen erkennen kann. Scharf sind dagegen diese Drüsenzellen von der umgebenden Matrix (m) abgegrenzt und die theilweise schiefe Lage der Matrixzellkerne beweist sofort, dass sie von den ersteren gleichsam verdrängt sind. Ausser diesen Haftdrüsen ist auch hier eine zweite Form von Drüsen vorhanden (hdr). Dieselben sind der Matrix aufgelagert und kommen am zahlreichsten unter der Oberseite des Fusses vor. Vereinzelt findet man sie indessen auch zwischen den Haftdrüsen der Sohle. Es sind gerundete Zellmassen, welche zwei bis drei grosse, runde Kerne enthalten. Sie sind aber nicht flaschenförmig und stehen nicht mit den Haarkanälen der Oberfläche in Verbindung, sondern entsenden feine Ausläufer, welche z. Th. in die Matrix übertreten. Ihre Struktur ist etwas netzaderig

Ausser den beiden Drüsenarten findet man in der Matrix noch Ganglienzellen, welche oft auch mehrere Kerne enthalten und desshalb leicht mit Drüsenzellen verwechselt werden können. Sie lassen sich daran unterscheiden, dass einerseits ein Nerv an sie herantritt und sich über ihnen stets dickere Tasthaare befinden.

Dewitz hat nur die Haftdrüsen gefunden und dargestellt, während ich in meiner früheren Arbeit die Form der zuletzt genannten Drüsen auf alle übertrug. Dewitz hat die ersteren ausserdem insofern nicht ganz richtig gezeichnet, als er alle für einzellig hält. Auch die Matrix zwischen den Drüsen zeichnet er viel zu dünn und hat die bei geeigneter Färbung sehr deutlichen Kerne nicht erkannt. Dieselben erscheinen allerdings in senkrechten Schnitten nicht rund, wie ich sie früher zeichnete, sondern lang gestreckt.

Es liegt nahe die beiden Formen mit den Haft- und Hautdrüsen von Saperda zu identificiren. Die haarförmigen Ausläufer der runden Zellgruppen sind entschieden als die Anfänge von Ausführungskanälen zu betrachten.

An manchen Stellen der Sohle werden die Haftdrüsen spärlicher, so dass nicht über jedem Haar eine Drüse sich befindet (Fig. 9); sie können sogar auf weite Strecken vollkommen fehlen. In diesem Falle werden sie offenbar durch die Matrixzellen vertreten.

Dewitz[1]) glaubt, dass die Drüsen als Theile der Matrix zu betrachten seien. Dagegen spricht aber 1) ihre scharfe Begrenzung gegen die Matrixzellen, welche sie ausserdem meist weit überragen; 2) die verschiedene Struktur des Protoplasmas und verschiedene Form der Zellkerne und 3) der Umstand, dass sich keine Uebergangsformen zeigen, obgleich die Matrix stellenweise die Funktion der Drüsen übernommen hat. Von Rhagonycha können wir nun rückwärts schliessen, dass auch bei Saperda die Drüsenzellen nicht der Matrix entstammen. Sie sind dort nur zahlreicher und dichter gedrängt und infolge dessen gegen den Innenraum des Fussgliedes durch eine ebene Fläche begrenzt.

Schon in meiner früheren Arbeit[2]) habe ich die Ansicht geäussert, dass wir die Drüsenzellen als Theile des zellig-blasigen Bindegewebes Leydig's anzusehen haben. Es wird mir nun von

1) Arch. f. d. ges. Phys. XXXIII p, 457.

2) Man vgl. Zool. Anz. VII, p. 40.

Dewitz[1]) vorgeworfen, dass Leydig selbst sie nicht dahin rechnet. Leydig hat aber bekanntlich erst 1864 den Namen eingeführt[2]), folglich konnte er 1859, wo er die Drüsen beschrieb[3]), sie noch nicht so nennen. Da Leydig aber andererseits selbst sagt, dass das Gewebe theilweise als Drüsen fungirt[4]), so dürfte wohl vielmehr meine Ansicht mit derjenigen Leydigs übereinstimmen.

Bei *Feronia* (Fig. 7) finden wir sogar dreierlei Drüsenzellen. Die Hautdrüsen (hdr) gleichen denen von Saperda so sehr, dass man über die Identität nicht zweifelhaft sein kann. Sie unterscheiden sich namentlich dadurch, dass sie lang gestreckt sind und fast wie kleine Würstchen aussehen und dass ausserdem der Kanal im Innern, ebenso wie die Drüse selbst, gewöhnlich sehr wenig oder gar nicht gebogen ist. Sind mehrere Zellen verschmolzen, so sind die Röhren im Innern fast genau parallel. Jeder Röhre entspricht dann ein runder Kern. Das Protoplasma der Ausführungskanäle (k) führt auch hier einen langen schmalen Kern (kk) und bildet folglich eine zweite Zelle. Die Ausführungskanäle sind aber, wie die Drüsen selbst, wenig gebogen, und lassen sich desshalb leicht bis zu ihrer Mündung zwischen den Kanälen der Haftbaare (hh) verfolgen.

Ueber den Kanälen der Hafthaare befinden sich grosse, einzellige Drüsen (fdr), welche denen von Rhagonycha nicht unähnlich sind. Sie sind deutlich gegeneinander abgegrenzt und enthalten einen grossen runden, stark granulirten Kern. Vor dem Kanal ist ein grosser, lichter Hof (h), den wir wieder als Lumen auffassen. Im Innern desselben befindet sich eine dunkle, flammenförmige Figur, welche in den Haarkanal übertritt. Wir können dieselbe, da sie in Form und Grösse veränderlich ist, vielleicht als Theile des Drüsensekretes deuten. — Trotz der Aehnlichkeit dieser Drüsen mit den Haftdrüsen bei *Rhagonycha*, die, wie wir gesehen haben, offenbar der Matrix eingelagert sind, müssen wir diese dennoch als umgewandelte Theile der Matrix auffassen; denn man findet zwischen ihnen niemals verdrängte Matrixzellen, wie dort. Einzelne Kerne, die sich allerdings stets zwischen ihnen

1) Zool. Anz. VII, p. 401.
2) Vom Bau des thier. Körpers, p. 29.
3) Arch. f. An. u. Phys. Jahrg. 1859, p. 38.
4) Vom Bau etc. p. 31.

befinden, und die nicht, wie ich es früher nach einem ungünstigen (schiefen) Schnitt gezeichnet habe, rund, sondern stets lang gestreckt sind, lassen sich immer mit Bestimmtheit als Kerne der Ausführungsgänge der oben beschriebenen Hautdrüsen nachweisen. Dass die Matrix hier die Funktion der Absonderung übernimmt, kann um so weniger befremden, da wir dasselbe auch schon bei Rhagonycha sahen, und da wir es namentlich bei den andern Insektenordnungen als allgemeine Regel kennen lernen werden.

Bei *Feronia* findet man nun noch eine dritte Form eigenthümlicher Zellen (dr), die sehr wahrscheinlich auch als Drüsenzellen zu deuten sind. Sie sind der Matrix, namentlich an der Oberseite des Fussgliedes, eingelagert. Fast in der Mitte dieser Zellen befindet sich ein grosser kugelförmiger Raum, der beim Färben stets bedeutend heller bleibt als alle andern Theile der Zelle. Im Mittelpunkt dieser Kugel bemerkt man einen dunklen Fleck, der sich bei genauer Beobachtung als aus einer Anzahl dunkler Körner zusammengesetzt erweist. Um denselben kann man etwa drei scharf von einander abgegrenzte, concentrische Lagen unterscheiden, die nach aussen hin immer etwas dunkler werden. Der äussersten Lage liegt der grosse, dunkel gefärbte Zellkern an, welcher nebst der hellen Kugel von der schwach netzaderig erscheinenden Plasmamasse eingeschlossen wird. Das Protoplasma einer solchen Zelle scheint immer durch Ausläufer mit demjenigen anderer in Verbindung zu stehen. Ausführungsgänge sind dagegen nicht vorhanden. — Da die Zellen der Matrix eingelagert sind, und da ausser ihnen keine vorhanden sind, welche jenen, unter den Hafthaaren liegenden, Zellen bei *Saperda* und *Telephorus* entsprechen, so glaube ich, dass wir sie als mit jenen homolog anzusehen haben. Welches ihre Function hier ist, darüber kann ich nichts angeben. Ob sie vielleicht die Hautdrüsen an der Oberseite des Fusses und überhaupt überall da, wo jene nicht vorkommen, ersetzen? —

Hautdrüsen sowohl als Haftdrüsen sind am schönsten entwickelt bei dem männlichen *Dytiscus* (Fig. 2 und 5). Die Hautdrüsen (hdr) sind hier ausserordentlich zahlreich. In den erweiterten Tarsengliedern der Vorderfüsse kommen sie in solchen Mengen vor, und zwar an der Oberseite sowohl als an der Unterseite, dass sie stellenweis die Matrix fast verdrängen. Infolge dessen fliessen sie mit ihrem Plasma gewöhnlich zu grossen Com-

plexen zusammen, in denen man zerstreut die lichten Drüsenlumina mit den zugehörigen grossen, runden Kernen liegen sieht. Das Lumen einer einzelnen Drüse hat eine langeiförmige Gestalt. Man unterscheidet daran einen mittleren, weiten Hauptkanal und zahlreiche enge, als feine Strichelchen erscheinende Nebenröhrchen, welche in den Hauptkanal strahlenförmig einmünden. Die Ausführungskanäle vereinigen sich zu Bündeln, in denen sie bis zu ihrer Mündung nebeneinander herlaufen. Die Mündungen trifft man selten in der freien Chitinhülle, vielmehr gewöhnlich in der Nähe von Haaren, namentlich von Hafthaaren (Fig. 2 und 5k und kn). Am zahlreichsten sind sie in einem ringförmigen Felde, welches die grossen Saugnäpfe umgiebt (k). Es ist das die Stelle, an welcher die Chitinhülle sich, wie oben beschrieben, in eine innere und eine äussere Lamelle theilt. Die Kanäle setzen durch beide Lamellen hindurch und sind an der Oberfläche von einem kleinen Schüppchen überragt. Die Zahl der Kanäle ist hier so gross, dass man in einem optischen Querschnitt des Ringes etwa 40 zählt. Die hier mündenden Hautdrüsen haben offenbar die Function, den Saugnapf äusserlich einzufetten, was im Innern und am äussern Rande die eigentlichen Haftdrüsen vollziehen müssen.

Vielleicht macht der Aufenthalt im Wasser die starke Entwicklung der Drüsen nöthig; denn es sind nicht nur die Hautdrüsen, welche bei *Dytiscus* in einem solchen Maasse ausgebildet sind, sondern auch die Haftdrüsen, namentlich unter den grossen Saugnäpfen, zeichnen sich durch ihre bedeutende Grösse aus. Eine einzige zusammenhängende mehrzellige Drüse umgiebt hier die ganze becherförmige Einsenkung, in welcher der Stiel des Saugnapfes steht (Fig. 2 und 5 fdr). Es ist hier ganz zweifellos die Matrix, welche sich nach Absonderung des Saugnapfes und Bechers abgehoben hat, um nun das Sekret zu liefern. Ihre einzelnen Zellen sind deutlich begrenzt, lang gestreckt und führen grosse, lange, grob granulirte Kerne. Der Raum zwischen Matrix und Becher ist mit einer Masse ausgefüllt, welche aus grösseren und kleineren Kügelchen besteht, die auf eine fettartige Beschaffenheit schliessen lassen (drm). Bei den kleinen Saugnäpfen findet man sie seltener und weniger charakteristisch ausgebildet. Da von den Hautdrüsen keine ihr Sekret in diesen Raum entleert, so muss die Masse allein von der abgehobenen Matrix geliefert sein.

Fassen wir jetzt das über die Käfer Gesagte kurz zusammen.

Im Fusse der Käfer findet man Haut- und Haftdrüsen. Die Hautdrüsen münden frei an der Oberfläche, die Haftdrüsen dagegen in den Kanal der Hafthaare. Dieselben sind aus Bindegewebezellen entstanden und der Matrix eingelagert. Nur die sexuellen Haftdrüsen gewisser Käfergruppen sind aus der Matrix selbst entstanden.

Wir wenden uns jetzt den Orthopteren zu, und zwar zunächst der Gattung *Forficula*, da sie ein geeignetes Bindeglied zwischen beiden Ordnungen bildet. Die Hafthaare stehen hier (Fig. 13), wie auch noch bei der Neuropterengattung *Sialis* an der Sohle des Fusses, wo wir sie bei den Käfern ausnahmslos gefunden haben. Allerdings stimmen die als Drüsen fungirenden Zellen in ihrem ganzen Habitus schon vollkommen mit denen mancher anderer Orthopteren wie z. B. *Periplaneta* überein. Während bei den Käfern gewöhnlich Bindegewebezellen in Drüsen umgewandelt sind, ist es hier, wie bei allen übrigen Orthopteren, die Matrix (Fig. 13 fdr). Allerdings sahen wir auch schon bei *Dytiscus* und *Feronia* die Matrixzellen als Drüsen fungiren und ebenso an einzelnen Stellen bei *Telephorus*. Letztere Familie nähert sich um so mehr dem Genus *Forficula*, da auch die Hautdrüsen in der sonst bei Käfern charakteristischen Form fehlen. Meine Ansicht, dass *Forficula* sich den Coleopteren nähere[1]), wird also durch die Form der Drüsen nur bestätigt. Ebenso wird uns zwischen Hymenopteren und Lepidopteren die Form der Haftdrüsen ein neues Band liefern. Doch dürfen wir diesen Thatsachen keinen allzugrossen Werth beilegen. Gerade der Umstand, dass bei den Käfern zwei verschiedene Arten von Geweben zu Drüsen geworden sind, warnt vor übereilten Schlüssen und beweist, dass sich die Haftorgane, wenigstens die sexuellen, erst spät entwickelt haben, nachdem sich schon die Insektenordnungen und z. Th. auch die Familien von einander getrennt hatten. — Da die Matrixzellen bei *Forficula* dem Chitinintegumente anliegen und auch keine Spur eines Ausführungskanals vor den einzelnen Haarkanälen zeigen, so glaubte ich früher, dass ihre weit bedeutendere Stärke nöthig gewesen sei, um das hier ebenfalls stark verdickte Integument mit den Haaren abzusondern. Wir werden uns aber

1) Arch. f. Naturg. 50 p. 178. Diss. pag. 33.

bei den Hymenopteren überzeugen, dass zur Abscheidung einer starken Chitinhülle keineswegs eine dicke Matrix nöthig ist. Da nun ausserdem diese Zellen denen anderer Orthopteren, bei denen an der Drüsennatur nicht gezweifelt werden kann, in allen übrigen Punkten gleichen, so dürfte auch hier die Deutung als erwiesen gelten.

Von Forficula gelangen wir über *Periplaneta* etc. zu *Locusta*, wo Drüsen sowohl als Haftapparat unter unsern Orthopteren am schönsten ausgebildet sind (Fig. 14 und 15). Was zunächst die gefaltete Matrix anbetrifft (Fig. 13 fdr), so habe ich aus den schon genannten Gründen meine Ansicht über ihre Funktion geändert. Dass es Drüsen sind, wird auch dadurch bestätigt, dass sich oft Theile des Sekretes in den Falten finden (drm). Sie stellen eine faserig geronnene Masse dar, welche zuerst Dewitz beschrieb und abbildete[1]). Ueber diesen ersten Punkt sind wir also jetzt alle der gleichen Ansicht; dagegen weichen unsere Ansichten hinsichtlich des Baues der Chitinsohle noch sehr von einander ab. Graber[2]), der eigene Untersuchungen über diesen Gegenstand gemacht hat, stellt sich auf die Seite von Dewitz und behauptet, dass das Integument von zahlreichen Röhrchen (chst) durchsetzt sei. Zunächst möchte ich hier auf einen kleinen Irrthum Graber's in Betreff meiner Arbeit aufmerksam machen: Wenn ich auch die Stäbchen für vollkommen solide halte, so habe ich niemals behauptet, dass sie (wie beispielsweise die Nebenläppchen am Schmetterlingsfuss) als eine Bürste wirken. Es ist dies schon desshalb nicht möglich, weil die Stäbchen an der Sohle durch eine dünne Haut (a. s.) verbunden sind. Dass es aber solide, biegsame Stäbchen sind, behaupte ich auch jetzt noch trotz Graber und Dewitz. Es ist allerdings leicht ein Irrthum möglich; denn wenn man ein Stäbchen im Querschnitt bei starker Vergrösserung beobachtet, so erscheint es in der That in der Mitte etwas vollkommener durchscheinend als an den Rändern, und scheint desshalb thatsächlich eine Röhre zu sein. Die Täuschung wird dadurch erzeugt, dass die Oberfläche der Stäbchen fein granulirt erscheint, indem sie die Ansatzpunkte eines lockeren Gewebes zeigen, das auch von Dewitz, allerdings nicht ganz

1) Pflüger's Arch. f. d. ges. Phys. 33, Taf. VIII, Fig. 4 u. 5.

2) Biol. Centralblatt Bd. IV, p. 570.

richtig, gezeichnet ist. Wegen der wiederholten Lichtbrechung wird also die Oberfläche weniger durchsichtig als der feste, innere Theil. Noch charakteristischer tritt die Röhrenform auf, wenn man einen dünnen Längsschnitt eintrocknen lässt. Beim Eintrocknen legen sich die lockeren Theilchen an die Stäbchen an, und die letzteren scheinen nun vollkommen frei und getrennt nebeneinander herzulaufen. Ich behandelte die Stäbchen sowohl mit Aether als mit kochender Kalilauge und liess sie wieder vollkommen austrocknen. Es entstand aber niemals ein wirklicher Hohlraum im Innern, der sich, mit Luft gefüllt, leicht hätte wahrnehmen lassen. Die vollkommene Austrocknung erfolgt immer augenblicklich, während sie bei geschlossenen Röhren stets eine längere Zeit erfordert, indem sie dann vom Ende aus vorschreitet. Schliesslich bemerke ich noch, dass sich an dünnen Chitinröhren bei der genannten Färbungsmethode immer der mittlere Theil, d. i. das Lumen, gerade am stärksten färbte, weil sich noch Drüsensekret darin befand. Als Beispiel nenne ich nur die Ausführungskanäle der Hautdrüsen bei Käfern.

Da nicht jeder Leser selbst Untersuchungen über diesen Gegenstand machen kann und sich doch ein eigenes Urtheil wird bilden wollen, so füge ich noch einen logischen Grund hinzu, der durchaus für meine Ansicht spricht: die Stäbchen liegen in einem äusserst lockeren Gewebe, welches von einer Flüssigkeit durchtränkt ist, also gleichsam in der Flüssigkeit selbst. Die Flüssigkeit kann wohl nur Drüsensekret sein, wenn man nicht besonders complicirte Annahmen machen will; denn die faltigen Drüsen bedecken die ganze Sohle und würden keine andere Flüssigkeit in den Raum hineinlassen. Da wäre es doch sonderbar, wenn die Flüssigkeit, welche an die Oberfläche befördert werden soll, in äusserst engen Röhren durch einen freien Raum, der mit derselben Flüssigkeit gefüllt ist, fortgeleitet werden müsste.

Ausserdem sieht man in einem Horizontalschnitt der inneren Schicht (Fig. 14 i. s.), in welcher sich die Stäbchen vereinigen, keine Spur von Poren. Die Stäbchen theilen sich auch an diesem Ende in einige sehr kurze Verzweigungnn, welche sich in der gleichmässig weicheren Schicht verlieren. Am unteren Ende theilen sie sich in etwa sieben lange Fasern (Fig. 14 und 15 f), welche je eins der sechseckigen Felder der Unterfläche zur Hälfte umschliessen. Die Fasern sind im Querschnitt vollkommen gleich-

mässig gefärbt. Sie durchsetzen eine lockere, etwas körnig erscheinende, leicht durchtränkbare Masse (a, s), welche an der Unterseite in den erwähnten sechsseitigen Feldern noch um ein Stück vortritt und dann durch eine sehr feine Membran abgeschlossen wird. Zwischen den Feldern sind an der Unterseite schmale Rinnen, welche jene rings umgeben. In diesen endigen die feinen Fasern. — Die Stäbchen sind übrigens nicht nur bei Decticus verzweigt, wie es Dewitz in seiner neueren Arbeit angiebt[1]), sondern bei allen mir bekannten in- und ausländischen Orthopteren mit Ausnahme natürlich von Forficula.

Bei den Fliegen ist der Bau der Haftorgane im Prinzip demjenigen von Forficula ähnlich. Die Fliegen sind aber nicht Sohlen-, sondern Zehengänger, und desshalb sind für die Hafthaare bei ihnen zwei oder drei besondere Läppchen vorhanden (Fig. 12), während wir sie bei jener Gattung an der Fusssohle fanden. Ein Hauptunterschied zeigt sich auch darin, dass die Matrix nicht wie dort der Chitinhülle überall fest aufliegt, sondern dass sie vom letzten Fussgliede aus nur in den verdickten Grundtheil der Haftläppchen eintritt und dann umbiegt (Fig. 12 fdr), so dass sich unter den einzelnen Haaren keineswegs Drüsenzellen befinden. Die Matrix wirkt vielmehr in ihrer Gesammtheit als Drüse. Es waren jedenfalls die Fortsetzungen des Protoplasmas dieser Zellen, welche die Chitinhülle mit den darauf stehenden Haaren absonderten. Die Fortsätze gingen alsdann zu Grunde und die Zellen nahmen das charakteristische Drüsenaussehen an, durch das sie sich sofort von dem übrigen Theil der Matrix unterscheiden lassen. Das Protoplasma ist viel dichter und gleichmässiger feinkörnig und die Kerne sind nicht nur weit grösser, sondern auch gegen die umgebende Masse weit schärfer abgegrenzt und stark granulirt. In dem dünneren Theil der Haftläppchen und von dort in die Kanäle der einzelnen Haare hinein findet man eine geronnene Drüsenmasse, die sich besonders leicht färbt. Die Haare sind auch hier leicht durchtränkbar, aber ohne Ausführungskanal.

Eine vollkommen abweichende Ausbildung der Drüsen findet man bei Hymenopteren und Lepidopteren (Fig. 19). Ein einzelnes Haftläppchen zwischen den Zellen ist auch hier vollkommen frei von

---

1) Arch. f. d. ges. Phys. 33, p. 459.

Zellen, ja es fehlen sogar die grossen Matrixzellen im Grundtheil des Läppchens. Die Drüse liegt weit zurück im Endgliede des Fusses selbst (fdr) und scheint merkwürdiger Weise aus der Matrix der Chitinsehne des Krallen- und Fussbeugers (s) hervorgegangen zu sein. Dieselbe nimmt nämlich im Endgliede eine ganz immense Ausdehnung an und zeigt nach oben eine tiefe Aussackung, aus welcher die Sehne schon in der Mitte des Gliedes hervortritt, begleitet von einer dünnen Zellschicht. Die Zellen oder vielmehr die Zellkerne, denn nur diese lassen die Anzahl der Zellen in der zusammenhängenden Masse unterscheiden, sind etwas gestreckt. Im Innern ist der ganze Drüsensack von einer zusammenhängenden, dicken, aber structurlosen Intima ausgekleidet. Das Lumen ist meist mit Secret gefüllt, welches sich, zu Längssträngen geronnen, zwischen Streckplatte und Druckplatte[1]) hindurch bis in das Haftläppchen hinein verfolgen lässt. Vergleicht man die dicke Matrix der Sehne (Fig. 20 fdr) mit der Matrix der Fusswandung (m), welche fast verschwindend dünn ist und doch eine so gewaltige Chitinmasse abgeschieden hat, wie es das dicke Integument mit den zahlreichen Stacheln ist, so sieht man sofort, dass mein früherer Erklärungsversuch der starken Matrix an der Sohle der Orthopteren hinfällig wird. Es bleibt also, wie schon erwähnt, auch dort nur die einzige Möglichkeit, sie als Drüse zu deuten.

Im Haftläppchen gelangt das Drüsensekret zunächst in einen oberen Raum, der von spärlichen senkrechten, biegsamen Stäbchen durchsetzt wird (Fig. 18). Der Raum setzt sich bis fast zur Spitze des Läppchens fort. Von da gelangt die Flüssigkeit, indem sie eine dünne aber zusammenhängende Membran durchdringt, in einen untern Raum, der mit weit dichter stehenden Strängen gefüllt ist. Die Stränge theilen sich nach unten in mehrere dünne Fasern, ähnlich wie in der Sohle der Orthopteren und alle hängen schliesslich unten in einer zarten Membran zusammen. Die Membran zeigt im Horizontalschnitt keine Spur von Poren, und es muss demnach auch hier eine Durchtränkung stattfinden. — In Betreff des Baues eines solchen Haftläppchens muss ich auf meine frühere Arbeit verweisen[2]). Zum leichteren Verständniss der immerhin etwas complicirten inneren Verhältnisse wird auch die Zeichnung eines Querschnittes beitragen (Fig. 18).

1) Arch. f. Naturg. 50, p. 170; Diss. p. 25.

2) l. c. p. 169 resp. 24.

Die Drüse des Schmetterlings ist genau so gebaut wie die der Hautflügler. Sie unterscheidet sich nur dadurch, dass die Sehne erst sehr nahe vor dem Ende des Fussgliedes in das Drüsenlumen eintritt.

Fassen wir die Resultate der letzten Seiten zusammen: In den verschiedenen Insektenordnungen mit Ausschluss der Käfer fungirt die umgewandelte Matrix als Haftdrüse und zwar ist nicht jede Zelle eine selbständige Drüse, sondern der ganze, umgewandelte Theil bildet gewissermassen eine einzige Drüse. Sie liegt entweder über der Fusssohle, die in diesem Falle als Haftorgan fungirt (Orthopteren), oder sie tritt in zwei Haftläppchen hinein (Dipteren), oder endlich sie gehört der Sehne des Krallenbeugers an und liegt desshalb im letzten Fussgliede, während als Haftorgan ein Läppchen zwischen den Krallen vorhanden ist (Hymenopteren und Lepidopteren).

Soweit meine Resultate über den histologischen Bau der Haftapparate. Wir müssen, wie es schon wiederholt angedeutet wurde, daraus schliessen, dass meine frühere Annahme einer Durchschwitzung der Flüssigkeit richtig ist. Im Grunde genommen sind allerdings Poren vorhanden, dieselben sind aber so fein und so wenig von der Umgebung abgegrenzt, dass man das ganze Gewebe eben als ein lockeres bezeichnen muss, welches beim Eintrocknen sich wohl zusammenzieht, aber keinen Luftraum entstehen lässt. Ein solches Gewebe hat vor einem harten, mit Poren versehenen den bedeutenden Vortheil, dass es sehr geschmeidig ist und sich der Unterlage anschmiegen kann. Die Flüssigkeit, welche das Gewebe durchdringt, ist allerdings nicht die unveränderte Blutflüssigkeit, obgleich man a priori gegen eine solche Annahme, die schon von Leydig einmal angedeutet wurde [1]), nichts einwenden kann. Die Drüsen beweisen, dass es auch hier ein umgewandeltes Blut ist, oder, können wir sagen, dass es nur gewisse Bestandtheile des Blutes sind, wenn wir nämlich mit Leydig die Drüsen als ein Gewebe auffassen, welche nur bestimmte Bestandtheile des Blutes durchlassen. Welches diese Bestandtheile sind, darüber habe ich noch keine erneuten Untersuchungen an-

1) Arch. f. An. u. Phys. Jahrg. 1859. p. 164.

stellen können. Nur einige allgemeine Bemerkungen, welche die Aufgabe in ein klareres Licht stellen dürften, möchte ich hier noch folgen lassen. Zuvor muss ich noch einem Einwande Emery's gegen meine „Durchschwitzungstheorie" begegnen. Emery sagt in seinem Referate der einschlägigen Arbeiten [1]), dass ich einen Beweis gegen meine eigene Ansicht gebe, indem ich die Sohle des Heuschreckenfusses als für färbende alkoholische Lösungen sehr schwer durchdringlich bezeichne. Es beruht dies natürlich auf einem Missverständniss von Seiten Emery's. Ich sage vielmehr wörtlich Folgendes [2]): „Die Durchtränkbarkeit der Sohle ist in der That recht bedeutend. Es genügt schon ein Eintauchen eines Schnittes in Hämatoxylinlösung, um alle Schichten der Sohle vollkommen zu färben. Sind diese aber so leicht für die doch nicht sehr dünnflüssige Farbe durchlässig, wesshalb sollten sie nicht die geringe Menge Flüssigkeit nach aussen durchlassen können?" Nachher aber, wo ich über das Chitinintegument im Allgemeinen spreche, sage ich allerdings und zwar ganz richtig [3]): „Wären es wirkliche Poren (von den Porenkanälen Leydig's ist hier die Rede), so könnte man nicht begreifen, wie eine so leichtflüssige Masse, wie es alkoholische Fuchsinlösung ist, mehrere Wochen gebrauchen könnte, um in die dichteren Schichten einzudringen."

Was nun die physikalische Seite des Vorganges anbetrifft, so scheinen mir darüber noch manche Unklarheiten zu herrschen. Ich habe mir die Sache einmal gründlich klar zu machen gesucht und bin zu dem Schlusse gekommen, dass wir im Grunde genommen alle dieselbe Ansicht haben, und dass sich der Streit nur darum dreht, das Ding beim rechten Namen zu nennen.

Kleben im Allgemeinen beruht bekanntlich auf Ad- und Cohäsion. Allerdings denkt man bei diesem Worte gewöhnlich an eine bedeutende Cohäsion der Flüssigkeit. An ein Eintrocknen dagegen, wie Simmermacher meint [4]), braucht man nicht nothwendig zu denken. Dies gilt schon weit mehr für die Worte „leimen" und „kleistern". — Da nun Rombouts nachgewiesen hat [5]), dass die Cohäsion hier eine noch geringere ist, als die des Was-

1) Biolog. Centralbl. IV, p. 440.

2) l. c. p. 167 resp. 22.

3) l. c. p. 168 resp. 23.

4) Zool. Anzeiger VII, p. 516.

5) Ebenda p. 622.

sers, so wäre damit die Dewitz'sche Ansicht schon vollkommen auf die meinige zurückgeführt.

Es kann allerdings überraschen, dass die Cohäsion eine so geringe ist und Zweifel an der Richtigkeit der Rombout'schen Versuche erwecken: Man fragt sich, warum denn nicht in der That die Blutflüssigkeit, die doch immerhin klebriger sein wird, einfach als solche zur Verwendung komme. Bei gehöriger Ueberlegung aber sieht man ein, dass dies von vorne herein unzulässig war. Die Insekten bedürfen derartiger Haftorgane doch namentlich auf glatten Blattflächen (abgesehen von glatten Steinen etc.). Man kann sich aber leicht überzeugen, dass glatte Blätter durch Wasser nicht befeuchtet werden. Wer sich nicht erst die Mühe eines Versuches machen will, kann es auch schon a priori schliessen: Wenn die Blätter durch Wasser benetzt würden, so müssten sich die Regentropfen über ihre Fläche ausbreiten, und während eines länger anhaltenden Regens wäre durch Verschliessung der Spaltöffnungen und überhaupt durch Unterbrechung der Communication mit der Atmosphäre Athmung und Assimilation unterbrochen. Während man aber mit Wasser die Blattfläche nicht oder doch nur schwer befeuchten kann, bleiben Oel und Fett sofort haften. Die Insekten müssen nun einen Stoff besitzen, der haftet, selbst wenn er eine etwas geringere Cohäsion besitzten sollte als Wasser. Es kam desshalb zunächst das Fett in Betracht, da es im Blute reichlich vorhanden ist, während die Bereitung von Harz, Wachs etc. schon schwieriger sein dürfte. Es war übrigens auch gar kein klebrigerer Körper nöthig als Fett, wie es die von Rombouts[1]) angestellten Versuche zur Genüge beweisen. Die Dewitz'schen Einwendungen können es allenfalls zweifelhaft machen, ob wir überhaupt im Stande sind, den Vorgang genau nachzumachen, und zwar aus gleich anzuführenden Gründen.

Die Capillarattraction einer Flüssigkeit besteht bekanntlich darin, dass sie vermöge einer durch die Cohäsion bewirkten Spannung die Bildung von Ecken und stark gekrümmten Kurven zu vermeiden sucht. Auf Capillarattraction beruht auch die Bildung des sogenannten Meniscus. In diesem Falle ist die benetzbare

---

1) De la Faculté qu'ont les mouches de se mouvoir sur le vere. Haarlem, 1883.

2) Zool. Anzeiger VII, p. 402 u. VIII, 157.

Wand des Gefässes als zur Flüssigkeit gehörig zu betrachten. Alle Erscheinungen der Capillarattraction beruhen also ausschliesslich auf Ad- und Cohäsion. — Tritt zwischen einem befeuchteten Gegenstand und einer benetzbaren Fläche eine Berührung ein, so entsteht zunächst ein spitzer Winkel. Die Flüssigkeit sucht vermöge ihrer Spannung diesen Winkel auszufüllen und es wird hier ebenso wie im Capillarrohr die Schwerkraft in einem bestimmten Grade überwunden, indem der Körper fest an die Fläche herangezogen wird.

Es ist leicht einzusehen, dass die Capillarattraction nur dann recht zur Wirkung kommen kann, wenn der Körper, der die Fläche berührt, nicht absolut spitz, sondern gerundet ist und desshalb finden wir die fraglichen Härchen immer mehr oder weniger stumpf. — Aber auch ein am Ende gerundetes Haar kann genau genommen nur in einem Punkte mit einer Fläche in Berührung kommen. Soll also eine grössere Berührungsfläche erreicht werden, so können wir uns dies nur in zweierlei Weise denken: Es ist entweder eine grössere Flüssigkeitsmenge vorhanden, welche den Winkel ausfüllen kann oder der Endtheil ist von einer nachgiebigen, weichhäutigen Beschaffenheit und wird vermittelst der Capillarattraction in weiterer Ausdehnung an die Fläche angelegt. Im letzteren Falle ist nur eine äusserst geringe Flüssigkeitsmenge nöthig. Prüfen wir nun die beiden Möglichkeiten auf ihre Brauchbarkeit, so finden wir, dass die letztere bedeutend zweckmässiger ist als die erstere. Setzen wir nämlich die in Berührung kommenden Flächentheile als gleich voraus, so ist im ersten Falle eine grössere Menge der leicht verschiebbaren Flüssigkeitstheilchen nöthig als im andern, wo die festen Theile fast unmittelbar zusammenstossen und eine Verschiebung sehr erschweren.

Eine zarte nachgiebige Haut findet bei den Orthopteren, Hymenopteren, Lepidopteren, Neuropteren, Rhynchoten und Tipuliden mit vollkommener Gewissheit Anwendung. Bei den Coleopteren, den meisten Dipteren, *Forficula* und *Sialis* dagegen kann man zweifelhaft sein. Von Rombouts[1]) wird es hier in Abrede gestellt. Für die direkte Beobachtung sind die Hafthaare allerdings in der Regel sehr wenig geeignet. Man würde eine geringe Formveränderung der kleinen Härchen selbst bei starker Vergrös-

1) Zool. Anzeiger VII, p. 622.

serung niemals sehen können, weil man sie dabei nicht im Profil beobachten kann. Breit scheibenförmig, wie Rombouts will, brauchen sie natürlich keineswegs zu werden. Es genügt vielmehr, dass sich jedes Härchen am stumpfen Ende etwas abplatte. Aus folgenden Gründen glaube ich an meiner Ansicht festhalten zu müssen: 1) Die Haare sind am Ende sämmtlich viel zarter und erscheinen uns durchaus als weichhäutig. 2) Bei den sexuellen Haftorganen der Carabiden kann man sich direkt überzeugen, dass sie am Ende weichhäutig sind. 3) Das genannte Princip des Anlegens einer zarten Haut mit geringer Befeuchtung kommt bei den meisten Insekten sicher in Anwendung. 4) Dieses Princip ist weit geeigneter als das andere. Und 5) da nur eine geringe Feuchtigkeitsmenge nöthig ist, so ist es auch für das Thier ökonomisch vortheilhafter.

Die Versuche nun, die Rombouts angestellt hat, gehen von der Richtigkeit des ersten Princips aus. Wir haben aber gesehen, dass das zur Anwendung kommende Princip noch bedeutend vortheilhafter ist wie jenes. Wenn also Rombouts nachgewiesen hat, dass schon jenes fast oder vollkommen genügt, so hat er damit zugleich festgestellt, dass das wirkliche sicher genügen muss.

Am meisten scheint die Ansicht Simmermacher's von den andern abzuweichen, doch hält auch er die Bildung eines luftleeren Raumes nicht für nöthig, ist also auch kein Anhänger der eigentlichen Saugnapftheorie mehr. Dass aber andererseits der Luftdruck die Cohäsion der Flüssigkeitstheilchen und mithin auch die Capillarität bewirkt, können wir ebenfalls nicht in Abrede stellen: Wird durch Temperaturerhöhung der Luftdruck überwunden, so hört sowohl die Cohäsion als die Capillarität auf (die letztere nimmt bekanntlich mit Annäherung an den Siedepunkt ab bis sie schliesslich = 0 ist).

Es fragt sich aber nun, mit welchem Worte wir den Vorgang am besten bezeichnen, und da möchte ich meinem eigenen Ausdruck das Wort Capillarattraction vorziehen, weil es die Erscheinung am bestimmtesten angiebt. Dass daneben Ad- und Cohäsion auch selbstständig, d. h. nicht in der Form von Capillarattraction zur Wirkung kommen, würde sich ganz von selbst verstehen.

Es dürfte hier der geeignetste Ort sein, einem Einwande Graber's gegen den Namen „Streckplatte" (vgl. meine Arbeit

und Graber's Referat) zu begegnen. Graber glaubt nachgewiesen zu haben, dass das Gebilde den Namen nicht verdient, weil die Krallen, nachdem die Platte abgeschnitten war, sich auch vermittelst der Elasticität der hinteren Gelenkhaut allein wieder streckten. Dieser Versuch beweist meiner Ansicht nach gar nichts; denn beim Strecken sollen doch nicht nur die Krallen zurückgelegt werden, sondern auch die Sehne um das gegebene Stück durch alle Beinglieder hindurch gezogen werden, eine Arbeit, die jedenfalls weit mehr Kraft erfordert, als das Zurückbewegen der Krallen. Da nun Graber auch gar keine andere Deutung giebt, so halte ich sowohl an meiner Deutung als an meiner Benennung der Platte fest.

Erklärung der Figuren auf Tafel XII und XIII.

Fig. 1. Querschnitt durch den Stiel eines grossen Saugnapfes am Vorderfuss des männllchen *Dytiscus marginalis L.* st; feste Chitinstäbe im Innern (90 : 1).

Fig. 2. Längsschnitt durch einen Theil des erweiterten Fussgliedes mit dem grossen Saugnapf von derselben Art. ch Chitinintegument; m Matrix desselben; hdr Hautdrüsen, bl Blutkörperchen; bst Haarborste; kn und k Ausführungskanäle von Hautdrüsen; fdr Haftdrüse; drm Theile des Drüsensecrets; bw becherförmige Einsenkung einer Schicht des Chitinintegumentes; hh Saugnapfstiel; st feste Stäbe im Innern desselben; gr. st. ihre strahlenförmige Verlängerung; kl. st. feinere Strahlen; fs feine, feste Fasern; hl weiche Franzen am Rande (90 : 1).

Fig. 3. Saugscheibe von unten gesehen, von demselben Käfer (35 : 1).

Fig. 4. Querschnitt durch die Saugscheibenwandung; gr. st. die grossen Strahlen; kl. st die kleinen Strahlen (250 : 1).

Fig. 5. Kleiner Saugnapf von demselben Thier; b becherförmige Einsenkung (= bw); sn Saugscheibe. Die übrigen Buchstaben wie bei Fig. 2 (150 : 1).

Fig. 6. Hafthaar vom Vorderfuss einer männlichen *Feronia vulgaris L.* (400 : 1).

Fig. 7. Längsschnitt durch das erweiterte Fussglied desselben Käfers; dr drüsenartige Zellen: h Lumen der Haftdrüsen; hfl Haftfläche; fl feste Querfalten. Alles übrige wie bei Fig. 2 (400 : 1).

Fig. 8. Hafthaar von *Ocipus cupreus Rossi*; a Seitenansicht; b Flächenansicht von oben.

Fig. 9. Längsschnitt durch die Fusssohle von *Rhagonycha melanura L.* fdr zweizellige Haftdrüse; fdr' einzellige Haftdrüse; hdr drüsenartige Zellgruppe (600 : 1).

Fig. 10. Hafthaar von *Chrysomela goettingensis L.* a Seitenansicht; b Ansicht von oben.

Fig. 11. Hafthaar vom männlichen *Carabus hortensis L.* a u. b ebenso.

Fig. 12. Schnitt durch das Haftläppchen von *Sarcophaga carnaria L.* hh Hafthaare; fdr Haftdrüse (600 : 1).

Fig. 13. Längsschnitt durch das vorletzte Fussglied von *Forficula.* Bezeichnungen wie bei Fig. 2; hh Hafthaar (300 : 1).

Fig. 14. Längsschnitt durch die Fusssohle von *Locusta cantans Charp.* chst feste Chitinstäbe, die sich bei f in Fasern auflösen und bei i. s. und a. s. in einer dünen Lamelle zusammenhängen. fdr Haftdrüse; drm Theile des Drüsensekretes (700 : 1).

Fig. 15. Horizontalschnitt durch den untern Theil der Sohle. (Schiefer Schnitt, etwas verkürzt.) Buchstaben wie in Fig. 14 (700 : 1).

Fig. 16. Hafthaar von *Saperda carcharias L.* (120 : 1).

Fig. 17. Längsschnitt durch die Fusssohle von demselben Thier. g Ausführungskanäle der Haftdrüsen; e Erweiterung derselben. Alle übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 7 u. 2 (120 : 1).

Fig. 18. Querschnitt durch das Haftläppchen von Vespa crabro L.

Fig. 19. Längsschnitt durch das letzte Fussglied von *Vespa crabro L.* stpl Streckplatte; s Sehne des Krallenbeugers; dr Druckplatte; hl Haftläppchen; fdr Haftdrüse (50 : 1).

Fig. 20. Querschnitt durch das letzte Glied des Vorderfusses von *Vespa crabro L.* s Sehne des Krallenbeugers; tr Tracheen; n Nervenstrang; m Matrix des Integumentes; fdr Haftdrüse (70 : 1).

(Aus dem Institute für Histologie und Embryologie der Universität Graz.)

Studien an Epithelien.

Von

Dr. **Joseph Heinrich List** in Graz.

Hierzu Tafel XIV.

1. Ueber Wanderzellen im Epithel.

Seit Ph. Stöhr[1]) gezeigt hatte, dass das Wandern der Leucocyten durch das geschichtete Pflasterepithel der Balgdrüsen und Tonsillen als eine normale Erscheinung zu betrachten sei, wurde auch an anderen Epithelien ein ähnliches Verhalten nachgewiesen.

So fand Bockendahl[2]) wandernde Leucocyten im geschichteten Cylinderepithel der Trachea und zwar in allen Schichten des Epithels in wechselnder Zahl.

Seit längerer Zeit mit umfassenden Epithelstudien beschäftigt, theile ich im Folgenden Beobachtungen mit, die einiges Interesse in Anspruch nehmen dürften.

1. Wandernde Leucocyten im Epithel der Barteln und der Oberlippe von Cobitis fossilis.

Bei Untersuchung der Becherzellen in den Barteln und der Oberlippe von Cobitis fossilis fiel mir an Schnitten[3]), die mit salpetersaurem Rosanilin gefärbt wurden, das massenhafte Vorkommen von Leucocyten in der Schleimhaut sowohl als im

1) Ph. Stöhr, Ueber Mandeln und Balgdrüsen. Virchow's Archiv. Bd. XCVII. 1884.

2) A. Bockendahl, Ueber die Regeneration des Trachealepithels. Archiv f. mikr. Anatomie. Bd. 24. 1884.

3) Die Objecte waren in $^1/_4$ %-iger Chromsäure gehärtet worden.

Epithel auf. Das ganze Corium der Oberlippe und der Barteln war stellenweise ganz infiltrirt von Leucocyten, deren Kerne nach Tinction mit obigem Farbstoff scharf von den Nuclei der Epithelzellen sich unterschieden. Das Epithel, welches sowohl die Barteln als die Oberlippe bedeckt, ist ein geschichtetes Pflasterepithel, in welchem massenhaft Becherzellen der mannigfachsten Form vorkommen. Wenn man nun sehr feine Schnitte (Längs- und Querschnitte durch die Barteln und Querschnitte durch die Oberlippe) nach Tinction mit salpetersaurem Rosanilin oder Bismarckbraun durchmustert, so bemerkt man, dass in allen Lagen des Epithels, von dem Corium angefangen, wo die Leucocyten stellenweise haufenartig beisammen liegen, Wanderzellen vorkommen. Sie liegen zwischen den Epithelzellen und drängen sich wohl durch active Wanderung durch die Spalten des Epithels durch bis zur Oberfläche. Auch an dieser fand ich hier und dort Leucocyten entweder einzeln oder zu mehreren beisammen.

Während der Nucleus der Leucocyten nach der Tinction an Chromsäurepräparaten sich stark färbt, erscheint das Protoplasma zu aufgehellt, um bemerkt werden zu können[1]). Der Kern selbst zeigt mannigfache Formen (Fig. 2, a—z). Meistens erscheint er wohl rundlich oder oval; in sehr vielen Fällen ist derselbe länglich ausgezogen, spindelförmig, an beiden Enden spitz zulaufend, oder am oberen Ende spitz, am unteren stumpf. Man bekommt so ähnliche Bilder, wie sie Stöhr von den Tonsillen einer jungen Katze beschrieben hat. Es sind dies Formen, die wohl beim Durchzwängen der Leucocyten durch die Spalten zwischen den Epithelzellen entstehen. Manchmal bemerkt man neben den länglichen oder gewundenen Formen auch hantelförmig gestaltete Leucocytenkerne (Fig. w, z). Es sind dies vielleicht Theilungsstadien.

Ich bemerke hier, dass solche Formen nicht allein in allen Schichten des Epithels zu finden sind, sondern auch im Bindegewebe des Corium. Ferner bemerkte ich sowohl in der untersten als auch mittleren Epithellage (Fig. k) solche Ausbuchtungen, wie sie Stöhr aus dem Tonsillenepithel beschrieben hat, und in welchen Leucocyten lagen[2]). Ueber das Epithel der Oberlippe

1) Meine Präparate waren sämmtlich in Canadabalsam.

2) Diese Ausbuchtungen sind nur an sehr dünnen Schnitten wahrzunehmen.

und der Barteln von Cobitis fossilis bemerke ich noch, dass ich an Chromsäurepräparaten in allen Schichten des Epithels, nicht aber in den Leucocyten, zahlreiche karyokinetische Figuren fand.

2. Wandernde Leucocyten in der Oberhaut von Cobitis fossilis.

Auch im geschichteten Pflasterepithel der Oberhaut von Cobitis fossilis kann man an Querschnitten, die mit salpetersaurem Rosanilin oder Weigert'schem Bismarckbraun tingirt wurden, zahlreiche wandernde Leucocyten in allen Schichten des Epithels nachweisen. Meistens haben die Kerne der Leucocyten rundliche Form, und man kann sie zwischen Epithelzellen, oder zwischen Epithel- und den massenhaft vorkommenden Kolbenzellen liegen sehen, um sich einen Weg zur Oberfläche zu bahnen. In allen Schichten des Corium finde ich Infiltrationen von Leucocyten.

3. Wandernde Leucocyten im Cloakenepithel der Rochen und Haie.

Bei Untersuchung des Cloakenepitheles der Rochen (Torpedo marmorata, Raja miraletus, R. Schultzei, R. marginata) und der Haie (Squatina vulgaris), fielen mir die Leucocyten im Epithel besonders an Querschnitten auf, die mit obigen Farbstoffen tingirt worden waren. In allen von mir untersuchten Cloaken kommen im Epithel derselben wandernde Leucocyten vor. Die Cloake sämmtlicher Rochen ist von einem typischen geschichteten Pflasterepithel, in welchem sich zahlreiche Becherzellen vorfinden, ausgekleidet. Dasselbe sitzt einer bindegewebigen Mucosa auf. Die meisten wandernden Leucocyten fand ich im Cloakenepithel von Raja miraletus. Dieses Epithel ist von dem aller übrigen Rochen auffallend verschieden. Es ist ausgezeichnet durch seine Dicke, welche die bei anderen Rochen vorkommende um mehr als das Doppelte übertrifft und setzt sich aus zwei Lagen zusammen, die sich an Querschnitten auch sehr leicht trennen, nämlich einer oberen Lage aus geschichtetem Plattenepithel und einer unteren aus mehr cylindrischen oder cubischen Zellen bestehend.

Die Leucocyten waren nun an manchen Stellen der Mucosa massenhaft, und ausserdem in allen Schichten des Epithels bis zur Oberfläche nachweisbar. Besonders aber war die untere Epithel-

lage durch das Vorkommen wandernder Leucocyten ausgezeichnet. Alle jene Formen, die ich oben beschrieben habe, liessen sich auch hier auffinden. Ebenso fanden sich solche Ausbuchtungen zwischen den Epithelzellen vor, wie ich sie schon oben bei Cobitis erwähnt habe. Die zu beobachtenden Bilder sprechen dafür, dass die Leucocyten von der Mucosa aus, wo sie aufgestapelt werden, durch die Intercellularlücken des Epithels an die Oberfläche wandern. Niemals konnte ich bemerken, dass etwa Leucocyten in Epithelzellen selbst eingedrungen wären. Die mannigfachen Formen, die man im Epithel selbst beobachten kann, dürften wohl dadurch veranlasst sein, dass die Wanderzellen sehr häufig auf bedeutenden Widerstand der Epithelzellen selbst stossen; denn so kann man sich ungezwungen die dünnen und spitzen Formen erklären, die zwischen Epithelzellen zu sehen man häufig Gelegenheit findet[1]). Wie weit etwa solche bizarre Kernformen auf directe Kerntheilungen bezogen werden dürfen, wage ich nicht zu entscheiden. Diese wandernden Leucocyten, die an die Oberfläche gelangen, stellen dann wohl die Schleimkörperchen vor, die man in wechselnder Menge im Schleime, der die Oberfläche der betreffenden Organe überzieht, findet.

Da ich die wandernden Leucocyten in den beschriebenen Objekten regelmässig im Epithel fand, so zweifle ich nicht, dass es sich hier ebenso um einen normalen Vorgang handle, wie ihn Stöhr an den Balgdrüsen und den Tonsillen beschrieben hat.

Erklärung der Tafel XIV.

Fig. 1. Aus einem Längsschnitte durch die Bartel von Cobitis fossilis. Gehärtet in $^1/_4$%-iger Chromsäure, tingirt mit salpetersaurem Rosanilin. (400 : 1).

---

1) Stöhr erwähnt l. c. solche stäbchenförmige Formen und bildet auf Taf. IX Fig. 7 ähnliche Formen ab, enthält sich aber jeder Deutung. Ich fand solche dünne langgestreckte, oft gewundene Formen häufig, namentlich im Epithel der Barteln und der Oberlippe von Cobitis fossilis. Es sind entschieden Leucocyten, deren Kerne eine solche Veränderung erleiden, denn an Schnitten, welche tingirt und sodann in verdünntem Glycerin aufgehellt worden waren, konnte man deutlich die Protoplasmalage um den Kern bemerken.

Fig. 2. a, b, c, d, e, f, g, h, i, l, m, n, o, p, r, u, v, w, z. Leucocytenkerne aus dem Epithel der Oberlippe von Cobitis fossilis, k Epithelzellen der mittleren Lage mit Ausbuchtungen, in welchen Leucocytenkerne liegen, ebendaher, s, t Leucocytenkerne aus dem Epithel einer Bartel von Cobitis foss.

Gezeichnet bei Obj. VI, Ocul. I von Seibert (460: 1). Nach Präparaten aus $^1/_4{}^0/_0$-iger Chromsäure, nachfolgender Tinction mit salpetersaurem Rosanilin, Aufhellung in Bergamottöl und Einschluss in Canadabalsam.

(Aus dem anatomischen Laboratorium in Bonn.)

Vergleichend-histochemische Untersuchungen über das Glycogen.

Von

Dr. phil. et med. **Dietrich Barfurth,**
Privatdocent und Assistent am anatomischen Institut in Bonn.

Der chemische Theil der Untersuchungen, deren Ergebnisse ich hier mittheile, wurde im kleinen chemischen Laboratorium unseres Instituts, dessen Ausrüstung und Benutzung mir Herr Geheimrath Professor Dr. von Leydig in freundlichster Weise gestattete, ausgeführt. Für das Entgegenkommen, welches mir Herr Geheimrath Leydig in diesem Falle wieder wie immer bewiesen hat, sage ich ihm an dieser Stelle zunächst meinen herzlichsten Dank.

Alle histologischen und mikroskopischen Untersuchungen, die mit den quantitativen Glycogenbestimmungen stets Hand in Hand gingen, wurden im anatomischen Laboratorium des Instituts angestellt. Die Ausführung der Versuche, die natürlich die Grundlage der ganzen Untersuchung bilden, wurde mir durch die Liberalität des Herrn Professor Dr. Freiherrn von la Valette St. George, dem ich für stete Förderung meiner Arbeiten den herzlichsten Dank schulde, ermöglicht.

Eintheilung.

I. Das Verhalten der Gewebe zum Glycogen.
II. Ueber den Bau und die Thätigkeit der Gastropodenleber. 2. Mitth. Die Glycogenfunction der Gastropodenleber.
III. Ueber den gleichzeitigen Glycogengehalt verschiedener Gewebe des Kaninchens.
IV. Die Beziehung des Glycogengehalts einer Leber zu Grösse und Gewicht derselben.
V. In welchem Gewebe der Gastropoden tritt das Glycogen nach einer Fütterung zuerst auf?

I. Das Verhalten der Gewebe zum Glycogen.

Ueber die Methoden der Untersuchung bemerke ich Folgendes: Ich bin stets von der mikrochemischen Untersuchung der Gewebe auf Glycogen ausgegangen und habe mich nachher in fast allen Fällen, wo es möglich war, bemüht, das durch die mikrochemische Reaction angezeigte Glycogen aus den Geweben nach der Brücke'schen Methode qualitativ oder quantitativ darzustellen.

Der mikrochemische Nachweis des Glycogens wurde in folgender Weise geführt. Kleine Stücke der zu untersuchenden Gewebe wurden in einer bestimmten Zeit nach der Fütterung des Versuchsthieres möglichst schnell in absoluten Alkohol gebracht; nach Härtung derselben wurden Schnitte in einer geeigneten jodhaltigen Flüssigkeit auf dem Objectträger zunächst ohne Deckglas bei schwacher Vergrösserung, später nach Auflegen eines Deckglases auch bei stärkeren Vergrösserungen in kürzeren und längeren Zwischenräumen untersucht. Von solchen jodhaltigen Flüssigkeiten wandte ich drei an: 1) Jodjodkaliumlösung: JK 3,0, J 1,0, H_2O 500,0; 2) Jodglycerin: Die vorige oder eine etwas stärkere Lösung zur Hälfte mit Glycerin versetzt; 3) Jodgummi nach Ehrlich[1]): „Eine dünne Jodjodkaliumlösung wird mit soviel Gummi arabicum versetzt, dass eine zäh syrupöse Flüssigkeit entsteht". Die Schnitte kommen aus Alkohol direct in alle diese Lösungen. Am schnellsten wirkt die erste — Lugol'sche — Lösung auf glycogenhaltige Gewebe; ich habe aber fast immer dem Jodglycerin den Vorzug gegeben, da es die Gewebe für eine Untersuchung mit stärkeren Vergrösserungen klarer und durchsichtiger erhält. Die Ehrlich'sche Lösung, Jodgummi, habe

1) Ehrlich (in Fr. Th. Frerichs, Ueber den plötzlichen Tod u. s. w.), Zeitschrift für klinische Medicin. 6. Bd. 1883. p. 33 ff. (p. 46.)

ich häufig zur Controle angewandt und in allen Fällen, wenn ich Präparate conserviren wollte.

Was nun die Reaction einer Jodlösung auf Glycogen anbetrifft, so besteht sie bekanntlich in einer braunen oder rothbraunen, rostfarbenen, mahagonibraunen, maronenbraunen, zuweilen auch purpurrothen, violetten oder auch bläulichen Färbung. Die Färbung schwindet beim Erwärmen und kehrt nach dem Erkalten wieder, wenn nicht alles Jod ausgetrieben war[1]). Aus Jodlösungen oder Jodglycogenlösungen, die frei an der Luft stehen, verflüchtigt sich nach einiger Zeit das Jod und die Flüssigkeit wird farblos. Sowohl neutrale, wie schwach saure Lösungen des Glycogens geben die Jodreaction; in zweifelhaften Fällen säuert man etwas an.

Es mag noch bemerkt werden, dass Neumann[2]) die Jodglycogenfärbung „jodroth", Bock und Hofmann[3]) dunkelbraun[4]) benennen.

Die grössten Farbendifferenzen habe ich zwischen Muskel- und Leberglycogen gefunden, indem ich bei ersterem zuweilen eine schön violette[5]), bei letzterem oft eine ganz maronenbraune Farbe gefunden habe. Die Concentration der Lösung trägt übrigens ebenfalls sehr viel zur Erzeugung der Farbenunterschiede bei.

Auf einen Punkt möchte ich nun hierbei noch besonders aufmerksam machen. Die Jodlösungen färben bekanntlich das Protoplasma, wie alle Eiweissstoffe, tief gelb. Ist nun der zu untersuchende Schnitt nicht fein genug, so erhält man oft eine

---

1) Vgl. Krukenberg, Grundriss der medicinisch-chemischen Analyse 1884. p. 21.

2) Neumann, Ueber die Jodreaction der Knorpel- und Chordazellen, Archiv f. mikr. Anat. 14 Bd. p. 55.

3) Bock und Hofmann, Ueber das mikrochemische Verhalten der Leberzellen. Virchow's Archiv. 56. Bd.

4) Schiff giebt an, dass das Glycogen in den Leberzellen in Form von kleinen blassrandigen Körnchen enthalten sei, die sich durch Jod gelb bis dunkel-gelb-braun färben. (Citirt nach: Külz, Kommt Glycogen in der ersten Anlage des Hühnchens vor? Pflüger's Archiv, 24. Bd. p. 62.) Ich habe mich so wenig wie Külz von der Richtigkeit dieser Angaben überzeugen können.

5) Naunyn (Archiv f. experim. Path. u. Pharmak. 3, 97) hat zuerst auf den Farbenunterschied zwischen den Jodverbindungen des Leber- und Muskelglycogens aufmerksam gemacht. Vgl. darüber Külz, Pflüger's Archiv 24. Bd., p. 64—65 Anmerkung.

bräunlich-gelbe Färbung, die einem das Vorhandensein von Glycogen vortäuschen könnte, wenn man nicht ein einfaches und zuverlässiges Mittel besässe, sich Gewissheit zu verschaffen. Man braucht nämlich das Präparat in der Jodlösung[1]) nur einige Zeit liegen zu lassen und von Zeit zu Zeit wieder zu beobachten, um sich zu überzeugen, ob die zweifelhafte Färbung verschwindet oder nicht. Verschwindet sie nach einer gewissen Zeit gänzlich, so hat man's mit Glycogen zu thun, da die Jodverbindung des Glycogens, wie das Glycogen selbst, in Wasser, in allen wässerigen Flüssigkeiten und in Glycerin ziemlich leicht löslich ist. Hat man kein Deckglas aufgelegt, so erfolgt diese Lösung — wie auch vorher die Färbung — schneller als unter dem aufgelegten Deckglas, da letzteres die Einwirkung des Reagenzes immer beeinträchtigt. Die Diagnose auf Glycogen in einem Gewebe kann aber mit fast genügender Sicherheit gestellt werden, wenn man eine zweifellos braune oder braunrothe Färbung durch die Jodlösung erhält, vorausgesetzt freilich, dass man aus diesem Gewebe überhaupt Glycogen darzustellen in der Lage ist, und Amyloid, welches unlöslich in Wasser und verdünnten Säuren ist und durch Jodlösung zwar ebenfalls braun, nach Schwefelsäurezusatz aber violett oder blau wird, ausgeschlossen werden kann. Wenn es aus irgend welchen Gründen unmöglich ist, das Glycogen[2]) aus den Geweben selber darzustellen, so darf man sich nicht allein auf die mikrochemische Jodreaction stützen, um die Gegenwart von Glycogen zu behaupten. In solchen Fällen habe ich die Unlöslichkeit der verdächtigen Substanz in Alkohol, die Löslichkeit in Wasser und Glycerin, das

1) Hierzu ist natürlich Jodglycerin oder Lugol'sche Lösung zu verwenden.

2) Krukenberg („Ueber Reservestoffe" in „Vergleichend-physiol. Studien an den Küsten der Adria" p. 58 Anmerkung 1) hat ohne Zweifel Recht, wenn er „von dem für Glycogen ausgegebenen Körper" den Nachweis verlangt, „dass er sich nicht nur durch Jod bräunt, durch Alkohol aus wässeriger Lösung gefällt wird, sondern sich auch durch Diastase in Zucker umwandeln lässt." Ich habe mich sehr oft überzeugen können, wie berechtigt die letztere Forderung ist. Da diese Reaction aber leider mikrochemisch zur Zeit unausführbar ist, habe ich zur sicheren Diagnose des Glycogens in den Elementen die oben beschriebenen Eigenthümlichkeiten dieser Substanz verwerthet.

Freibleiben des Zellkerns von Glycogen, und namentlich das Verschwinden desselben aus den Geweben nach längerem Fasten des Thieres als weitere Kriterien benutzt, um die Diagnose auf Glycogen mit hinreichender Sicherheit zu stellen. Im übrigen ist die mikrochemische Reaction sehr zuverlässig und vor allen Dingen ausserordentlich empfindlich, so dass, wenn man in den Gewebselementen auf Jodzusatz keine braunrothe Färbung bekommt, man mit absoluter Sicherheit die Abwesenheit des Glycogens feststellen kann. Näheres darüber soll bei der Besprechung der einzelnen Gewebe angegeben werden.

In Bezug auf die Farbe der Jodglycogenverbindung will ich noch bemerken, dass das eigenthümlich Leuchtende derselben durch künstliche Farben sehr schwer oder gar nicht wiederzugeben ist. In den beigegebenen Zeichnungen habe ich das Jodglycogen in den Gewebselementen stets durch künstliche Farben darzustellen versucht, bin mir aber wohl bewusst, dass diese Färbung weit hinter der natürlichen zurückbleibt — vom rein ästhetischen Werth dieser Darstellungsweise, über den ich mit Niemandem streiten will, ganz abgesehen. Massgebend war für mich ausschliesslich die Absicht, den Leser schnell über den Ort, wo das Glycogen zu suchen ist, und wo möglich über die physikalische Beschaffenheit und Verbreitung desselben in den Gewebselementen zu orientiren. Die Farbe, die die braunrothe Glycogenfärbung durch Jod am besten und einfachsten wiedergiebt, ist gebrannte Terra siena, der man, wenn nöthig, etwas van Dyck-braun zusetzen kann; sehr brauchbar sind die sog. Gouache-Farben (Deckfarben).

Fast immer habe ich ausser Alkoholpräparaten auch frische Zerzupfungspräparate nach Zusatz der Jodlösung untersucht: wenn ich im frischen Gewebe kein Glycogen fand, war es auch in dem Alkoholpräparat nicht zu finden und umgekehrt.

Ueber die Form und physicalische Beschaffenheit, in der man das Glycogen in den Gewebselementen findet, bemerke ich im Allgemeinen Folgendes. Es findet sich sehr häufig in zähflüssigen Tröpfchen oder unregelmässigen, tropfenähnlichen Massen, die bei reichem Gehalt der Zellen an Glycogen den ganzen Zellleib diffus durchdringen können. Sehr häufig findet man aber auch nur einen Theil der Zelle gewissermassen von Glycogen durchtränkt, einen andern ganz frei davon. Alles Nähere muss bei den einzelnen Gewebsarten besprochen werden.

Wo es möglich war, sind die Zeichnungen nach Präparaten von solchen Geweben angefertigt worden, deren Glycogengehalt zugleich quantitativ bestimmt worden war. Ich habe dabei gefunden, dass selbst grosse Unterschiede im Glycogengehalt der Gewebe durch die Jodreaction, also auch die Zeichnung, kaum in die Erscheinung treten, weil eben die Reaction so empfindlich ist. Ob also z. B. eine Kaninchenleber 0,5 oder 2,0 Glycogen enthält, ist für die mikrochemische Methode ziemlich gleichgültig: man sieht die Zellreihen der Acini fast alle ganz oder theilweise mit Glycogen gefüllt und es erscheinen bei grösserem wie geringerem Glycogengehalt der Leber einzelne Acini, Zellreihen oder Zellen glycogenreicher als andere. Man wird desshalb nur nach Untersuchung vieler Schnitte von verschiedenen Leberlappen ganz allgemein angeben können, ob eine Leber glycogenreicher ist als eine andere. Eine zuverlässige Entscheidung kann nur die quantitative Bestimmung des Glycogens liefern.

Eintheilung.

A. Glycogen im animalen Zellennetz (Pflüger).
- I. Drüsen.
- II. Muskeln.
- III. Nervensystem.

B. Glycogen in den Bindesubstanzen.
- I. Bindesubstanzen der Wirbelthiere.
- II. Bindesubstanz der Gastropoden.

C. Glycogen in den Epithelien.
- I. Epithelien von Wirbelthieren und ihren Embryonen.
- II. Epithelien von Wirbellosen.

A. Glycogen im animalen Zellennetz.

In der nachfolgenden Darstellung folge ich der Pflüger'schen [1]) Eintheilung der thierischen Gewebe in das „animale Zellen-

1) Pflüger, Ueber die Beziehungen des Nervensystems zu der Leber und Gallensecretion. Pflüger's Archiv, 2. Bd. 1869. p. 190 ff. (p. 191). — Pflüger, Theorie des Schlafes. Archiv für die gesammte Physiologie, X. Bd., p. 470. Ich bemerke ausserdem, dass Herr Geheimrath Prof. Dr. Pflüger, den ich als meinen Lehrer verehre, obige Eintheilung seit vielen Jahren in seinem Colleg über Physiologie vorträgt.

netz", die Bindesubstanzen" und die „Epithelien", weil diese Eintheilung sowohl den anatomischen wie physiologischen Thatsachen Rechnung trägt, und bei dieser Art von Untersuchungen die strenge Theilung der Arbeit bald ihre Grenze finden muss, wenn ein wirkliches Verständniss erzielt werden soll. Während die hier einschlagenden histochemischen Arbeiten sich bisher fast ausschliesslich mit den Säugethieren beschäftigten, werde ich aus guten Gründen auch die Gewebe niederer Thiere, namentlich von Mollusken, in den Bereich meiner Untersuchung ziehen. Da die überaus wichtige vergleichende Arbeit nach dieser Richtung hin bis jetzt fast gar nicht zur Geltung gekommen ist, so hat die Vorführung gewisser hierher gehörenden Thatsachen bei Wirbellosen an und für sich schon ein allgemein wissenschaftliches Interesse; ich glaube aber zeigen zu können, dass die histochemische Untersuchung der Gewebe von Wirbellosen unbedingt erforderlich ist, wenn die physiologische Bedeutung des Glycogens in jeder Beziehung klar werden soll.

I. Drüsen.

1. Leber der Wirbelthiere.

Das histochemische Verhalten der Leber in Bezug auf Glycogen wurde hauptsächlich von Schiff[1]), Bock und Hofmann[2]), Heidenhain und Kayser[3]) und neuerdings von Ehrlich[4]) und Afanassiew[5]) geprüft. Die Angaben der ersteren Autoren sind von Külz[6]) übersichtlich zusammengestellt, und ich würde das von

1) Schiff, Untersuchungen über die Zuckerbildung in der Leber. Würzburg 1856.

2) Bock und Hofmann, Ueber das mikrochemische Verhalten der Leberzellen. Virchow's Archiv. 56. Bd.

3) Hermann, Handbuch der Physiologie V. 1. p. 221 ff. und Kayser, Ueber mikroskopische Veränderungen der Leberzellen während der Verdauung. Breslauer ärztliche Zeitschrift. 1879. Nr. 19. Letztere Schrift war mir nicht zugänglich; ich citire nach Heidenhain.

4) Ehrlich a. a. O. p. 33 ff.

5) Ueber anatomische Veränderungen der Leber während verschiedener Thätigkeitszustände. Pflüger's Archiv, 30. Bd. 1883. p. 385 ff.

6) Külz, Kommt Glycogen in der ersten Anlage des Hühnchens vor? Pflüger's Archiv. 1881. 24. Bd. p. 61 ff.

ihm Gesagte lediglich wiederholen müssen, wenn ich näher darauf eingehen wollte.

Ich begnüge mich deshalb damit, meine eigenen Anaschuungen über die wesentlichen zum Theil noch strittigen Punkte hervorzuheben. Wie Külz stimme ich Bock und Hofmann[1]) darin bei, dass das Glycogen in den Leberzellen „als eine amorphe, zwischen die hellen Körnchen des Zellinhalts eingelagerte Masse“ auftritt, möchte aber mit Ehrlich[2]) diese Angabe noch dahin präcisiren, dass das Glycogen „diffus dem mehr passiven Theil des Zellinhaltes, dem Paraplasma (Kupffer) in gleichmässiger Vertheilung einverleibt ist, während das eigentliche functionirende Protoplasma dasselbe nicht enthält. Das „dichte Netzwerk dunkelbrauner Fädchen“ aber, welches Bock und Hofmann beschreiben, habe ich so wenig wie Heidenhain[3]) gesehen; auch Ehrlich erwähnt nichts davon. Die oben erwähnte Angabe Ehrlich's aber, dass das Glycogen „in gleichmässiger Vertheilung“ dem Paraplasma einverleibt sei, erleidet für viele Fälle (an Kaninchenlebern beobachtet!) eine Ausnahme, die sehr in die Augen fällt und, wie ich später zeigen werde, ein hohes physiologisches Interesse hat. Es ist das die von Bock und Hofmann[4]) ganz richtig beobachtete und mitgetheilte Thatsache, dass die Präparate vieler glycogenreicher Lebern eine „fleckige Zeichnung“ aufweisen, dass „die dunkeln Stellen mehr der Gegend der Lebervenen, die hellen der Gegend der Pfortader entsprechen“ und dass das Glycogen „bei allen Gliedern derselben Zellkette auf der gleichen Seite neben dem Kern“ liegt.

Man findet also in solchen Präparaten, wie ich es früher[5]) schon ausgedrückt habe, „das Glycogen immer an der nach der Lebervene zu liegenden Zellenseite, während der übrige Theil der Zelle mit dem Kern frei bleibt. Nach der Lebervene zu häuft sich dann das Glycogen, so dass in der Mitte des Acinus fast alle Zellen ganz mit Glycogen erfüllt sind und nur der Kern frei bleibt.“

---

1) Bock und Hofmann a. a. O. p. 205.

2) Ehrlich a. a. O. p. 44.

3) Heidenhain a. a. O. p. 225.

4) Bock und Hofmann, a. a. O. p. 204 u. 210. Vgl. auch Heidenhain a. a. O. p. 23.

5) Sitzungsberichte der Niederrhein. Gesellschaft für Natur- und Heilkunde. Sitzung vom 19. Januar 1885. p. 4.

So wie die peripheren Zellen des Acinus wenig oder gar kein Glycogen enthalten, so nimmt auch die diffuse Glycogenmasse an der nach der Peripherie des Acinus zu liegenden Seite ab, so dass nach Jodbehandlung die tiefbraune Glycogeninfiltration von oben nach unten zu allmählich heller wird. Ein Blick auf Tafel XVI Fig. 3 erläutert diese Verhältnisse am schnellsten.

Diese Eigenthümlichkeit der Glycogenvertheilung in den Leberzellen findet man nicht in allen Kaninchenlebern und, wie es scheint, beim Hunde gar nicht.

Afanassiew[1]) bemerkte bei einem geringen Gehalt an Glycogen (z. B. am zweiten Hungertage) „um den Kern herum oder auf einer Seite desselben eine dunkelrothe Färbung" (p. 399). Leberzellen mit reichem Glycogengehalt von Hunden sind viel grösser als die Zellen einer Hungerleber, werden durch Kalilauge ganz zerstört (viel schneller als Hungerzellen), haben scharfe Ränder, einen grossen runden Kern und färben sich in Jodjodkalium rothbraun. An Schnitten von Alkoholpräparaten, die zuerst in mit absolutem Alkohol stark verdünnte Jodtinctur und dann in eine Lugol'sche Lösung gebracht wurden, sind „alle Zellen von der Peripherie des Läppchens bis zum Centrum braunroth gefärbt" (p. 400). „Die Bildung des Glycogens geschieht in allen Zellen des Läppchens mehr minder gleichmässig" (p. 400). Die Blutcapillaren einer Leber mit nur mässigem Glycogengehalt sind breiter, als in der glycogenreichen Leber (p. 401). Durch Behandlung mit Alkohol wird das Glycogen im Innern der Zelle in Form charakteristischer Flocken niedergeschlagen (p. 406).

Langley[2]) berichtet, dass das zwischen dem Protoplasmanetz der Leberzellen liegende Paraplasma aus Eiweisskörnchen, Fetttröpfchen und hyaliner Substanz besteht, die die freien Räume zwischen den Körnchen und Tröpfchen ausfüllt. Letztere besteht theils aus Glycogen, theils wahrscheinlich ebenfalls aus Proteïn. Von den Körnern glaubt er, dass sie „are destined to give rise to some constituent or constituents of the bile" (p. 24).

---

1) Afanassiew a. a. O. Pflüger's Archiv. 30. Bd. 1883.

2) Langley, Preliminary account of the structure of the cells of the liver and the changes wich take place in them under various conditions. Proceed. of the r. soc. 1882. Nr. 220. p. 20—26.

Wie verhält es sich nun aber mit den „Körnern und Schollen“ von Glycogen, die Heidenhain[1]) und Kayser beschreiben? Külz[2]) meint, es wäre wünschenswerth festzustellen, in wie weit der Alkohol an der Erzeugung jener Bilder mitbetheiligt ist.“ Dass man diese Körner und Schollen in der That an Alkoholpräparaten sieht, kann gar keinem Zweifel unterliegen; der eigenthümliche Glanz dieser Glycogenmassen aber, sowie das feste und starre an ihnen wird ganz sicher durch die Einwirkung des Alkohols erzeugt. Die Erwägung der hier vorliegenden physikalischen Verhältnisse giebt darüber volle Klarheit. Man kann sich leicht durch Versuche überzeugen, dass das Glycogen in Wasser und wasserhaltigen Flüssigkeiten (Protoplasma) in jedem Verhältniss löslich[3]) ist und dass es in sehr geringen Wassermengen zu einer kleisterartigen Masse aufquillt. In letzterem Zustande, also als festflüssige, dem Protoplasma selber ähnliche Masse muss es in der Zelle eingelagert sein, manchmal in einem bestimmten Theil der Zelle, manchmal in kleineren Massen zerstreut, manchmal die ganze Zelle diffus durchdringend. Der Alkohol wirkt nun auf diese Glycogenmassen fällend d. h. in diesem Falle lediglich Wasser entziehend; aus den zähen Tröpfchen, kugelähnlichen Massen, unregelmässigen Infiltrationen des Glycogens entstehen dadurch eigenthümlich glänzende Körner, Schollen, unregelmässig gestaltete Einlagerungen. Wem an der Richtigkeit dieser Darstellung Zweifel bleiben, der mag sich an den Geweben Wirbelloser die Ueberzeugung verschaffen, dass es in der That kaum eine Form gibt, in der man das Glycogen gelegentlich nicht anträfe.

Wie Külz[4]) hervorhebt, war Claude Bernard der Ansicht, dass sich das Glycogen in den Geweben stets in Form von Körnern, granulations, fände. Wie in der Leber und der Placenta der Säuger, soll sich nach Claude Bernard[5]) das Glycogen auch im Blastoderm der Vögel „sous forme de granulations arrondies

1) Heidenhain a. a. O. p. 221 u. 225.

2) Külz, Beiträge zur Glycogenbildung in der Leber. Pflüger’s Archiv 1881. Bd. 24. p. 11. Anmerkung.

3) Nach Brücke (Sitzungsber. d. Wiener Akad. 63. Bd. 2. Abth.) findet keine eigentliche Lösung, sondern nur ein Aufquellen statt (p. 218.)

4) Külz in Pflüger’s Archiv Bd. 21. 1881. p. 62.

5) Claude Bernard, Comptes rend. T. 75, p. 58.

renfermées dans les cellules glycogéniques" darstellen. Ebenso findet er in der Cicatricula des Hühnereies „des granulations de glycogène, soit libres, soit incluses à l'interieur de cellules"[1]); auch in der embryonalen Muskelfaser des Säugethier-Embryo sieht er „la substance glycogénique en granulations"[2]), bei weiterer Entwicklung der Muskelfaser soll es freilich nur noch „à l'état d'imbibition"[3]) vorkommen; bei Mollusken (Limax flavus) fand er das Glycogen in Form von „granulations volumineuses renfermées dans des cellules ou parfois déposées dans les espaces interstitiels des éléments anatomiques"[4]). In Bezug auf die Crustaceen gibt er an, dass sich in der Wachsthumsperiode der Krebse vor der Häutung eine Glycogenschicht unter dem Panzer rings um den Körper findet, „renfermé dans des cellules volumineuses." Sonst aber sind die andern Gewebe, besonders die Muskeln mit Glycogen „également imprégnés"[5]). Auf die Angaben Claude Bernard's werde ich an andern Stellen im einzelnen noch zurückkommen; fasst man aber alles, was er über die Art der Einlagerung des Glycogens in den Geweben sagt, zusammen, so wird man nicht gerade behaupten können, dass seine Ansichten falsch seien. Er eilt zwar etwas leichtfüssig über die vorliegenden Schwierigkeiten hinweg, aber man kann ihm das nicht sehr verargen, da er die ganze Frage vorzugsweise vom physiologischen Standpunkte aus betrachtete und ihm alles histologische erst in zweiter Linie Interesse einflösste. Der Ausdruck „granulations" darf nicht gepresst werden, das Adjectiv „arrondies" gebraucht Claude Bernard nur einmal und eine Imbibition und Imprägnation gibt er zu.

Sehr beachtenswerth sind nun aber noch die Angaben Ehrlich's über den vorliegenden Punkt. Er sagt an einer Stelle[6]): „Bemerkenswerth ist fernerhin, dass die in diesen Zellen (der Harnkanälchen Diabetiker) nachweisbare Einlagerung in ihrem Verhalten gegen Jod nicht immer vollständig übereinstimmt; in derselben Zelle kann man neben Kugeln, die intensive Glycogenfär-

1) Claude Bernard, Leçons sur les phénomènes de la vie etc. Paris 1879. II. Bd. p. 92.

2) Ibidem p. 78.

3) Ibidem p. 79.

4) Ibidem p. 110.

5) Claude Bernard, Leçons etc. p. 111 und 112.

6) Ehrlich a. a. O. p: 34.

bung zeigen, andere gleich grosse finden, die nur hellgelb gefärbt sind und daneben noch Zwischenstufen in allen Abtönungen von braun bis zu gelb. Gerade diese Uebergänge weisen darauf hin, dass zwischen braunen und gelben Kugeln ein innerlicher Zusammenhang bestehe, wofür auch alles andere, das gleiche Aussehen, das gleiche Lichtbrechungsvermögen und gleiche Löslichkeitsverhältnisse sprechen. Man erhält den Eindruck, dass die braunen Kugeln nicht nur einfach aus Glycogen beständen, wie es auf den ersten Blick erscheinen könnte, sondern dass in ihre Zusammensetzung zwei Körper, ein in Jod vergilbender und ein in Jod sich bräunender, das Glycogen, eingetreten seien. Die rein gelben Kugeln enthielten nur den einen Körper und würden dann die verschiedenen Nüancen von gelb bis zum braun einem verschieden grossen Gehalt an Glycogen entsprechen.“ Ehrlich ist nun offenbar nicht der Ansicht, dass wir es hier mit pathologischen Eigenthümlichkeiten zu thun haben, denn er sagt an anderer Stelle[1]): „Es ist mithin das Glycogen an allen Orten, wo es im Organismus vorkommt, mit einer andern Substanz, die ich in Analogie mit der Botanik als Trägersubstanz bezeichnen möchte, so zu sagen solidarisch vereinigt. Es besitzen die Träger des Glycogens in den verschiedenen Organen differente Lösungsverhältnisse und müssen daher auch hierfür mehrfache Unterarten angenommen werden. Welche Function nun ihnen zukommt, ob sie Vorstufen des Glycogens (Kohlehydrate) oder Generatoren desselben (Eiweiss) darstellen, muss unentschieden bleiben; auf jeden Fall ist ihre Rolle eine bedeutsame, wie daraus hervorgeht, dass wohl die Trägersubstanz in der Form rein gelber Kugeln isolirt vorkommen kann, das Glycogen dagegen stets von ihr begleitet, nie frei zu existiren scheint.“ Aus Ehrlich's Darstellung geht hervor, dass er unter den „gelben Kugeln“ etwas von Zellprotoplasma, bezw. -paraplasma, welches durch Jod ebenfalls gelb gefärbt wird, verschiedenes versteht. Demnach hätten wir nach Einwirkung von Jod im gelben Zellprotoplasma noch wieder gelbe Kugeln oder unregelmässig geformte Massen, die dann ihrerseits in grösserer oder geringerer Menge das Glycogen enthielten und dem entsprechend braun, gelbbraun oder gelb erschienen. Was die chemische Natur dieser „Trägersubstanz“ des Glycogens anbetrifft, so spricht die

1) A. a. O. p. 45.

Gelbfärbung durch Jod für die Vermuthung Ehrlich's, dass wir es hier mit einem Eiweisskörper, nicht mit einem Kohlehydrat zu thun haben; unmöglich wäre es freilich nicht, dass hier ein noch unbekanntes, sich mit Jod gelb färbendes Kohlehydrat (Vorstufe des Glycogens) vorläge.

Ehrlich's Beobachtung in Betreff der gelben Kugeln („Trägersubstanz") ist nun ohne Zweifel richtig und ich kann sie für alle von mir untersuchten Objecte bestätigen. In zwei Gewebselementen schien mir zuerst die Trägersubstanz vollständig zu fehlen: nämlich in den mit Glycogen erfüllten „Riesenzellen" der Placenta und den Leydig'schen Bindesubstanzzellen der Gastropoden, die ebenfalls ungeheure Mengen von Glycogen aufstapeln. Diese letztern Zellen sind weniger protoplasmatischer, als gallertiger, hyaliner Natur; nur die äusserste Zellhülle[1]) und der von spärlichem Protoplasma umgebene Kern färben sich durch Jod gelb, bestehen also aus Proteïnsubstanzen, der ganze übrige Theil der Zelle ausser dem Glycogen bleibt hell. In diesem Theil der Zelle also liegt das unregelmässig geformte oder tropfenähnliche durch Jod braunroth gefärbte Glycogen und man sieht von einer „Trägersubstanz" zuerst keine Spur. Bringt man aber Gewebsschnitte, die solche Zellen enthalten, in Jodglycerin oder auch Lugol'sche Lösung, so überzeugt man sich leicht, dass auch hier das Glycogen in eine Trägersubstanz eingebettet ist. Man sieht nämlich unter dem Mikroskop, dass sich in solchen Fällen zuerst die Trägersubstanz wie das Plasma der Zellen gelb färbt und dass erst später das ganze braun wird, weil die Verbindung des Glycogens mit Jod sich langsamer vollzog. Umgekehrt sieht man nun nach kürzerer oder längerer Zeit in solchen Präparaten zuerst die braune Jodglycogenfärbung verschwinden, weil das Glycogen sich ziemlich schnell in der Zusatzflüssigkeit löst; die gelbe Trägersubtanz aber bleibt nachher noch einige Zeit sichtbar, weil sie etwas schwerer löslich scheint, als das Glycogen.

Ich will nun aber an dieser Stelle bemerken, dass bei der

---

1) Den Ausdruck „Zellmembran" vermeide ich aus demselben Grunde, den Heidenhain (p. 223) angiebt: die periphere Zellhülle steht in continuirlichem Zusammenhange mit dem bei diesen Zellen freilich sehr spärlich vorhandenen Protoplasmanetz.

Beurtheilung der Trägersubstanz in Form gelber Kugeln auch die Producte der Zellthätigkeit wohl zu berücksichtigen sind; dies gilt für alle secernirenden Zellen. Dass das Glycogen bei der Drüsenthätigkeit, also bei Bildung der Secrete, eine Rolle spielt, will ich später an den Speicheldrüsen der Gastropoden beweisen; in den Zellen dieser Drüsen finden sich ausser braunen Glycogentröpfchen und -schollen gelbe Kügelchen, die nichts anderes sind als Speichelkörnchen, wie man sie in derselben Form und Färbung auch im Ausführungsgang der Speicheldrüsen findet.

Sodann mache ich noch auf einen Umstand aufmerksam, der bei Anwendung der Ehrlich'schen Jodgummimethode zu Täuschungen Anlass geben kann. Die Ehrlich'sche Methode ist ganz ausgezeichnet, aber sie muss wie jede Methode mit Verstand angewandt werden. Man erhält nach derselben Präparate, die mehrere Tage, ja Wochen hindurch unverändert bleiben und die schönsten Bilder liefern. Nach langer Zeit aber findet man doch an manchen dieser Präparate, die schon nach wenigen Stunden ganz trocken erscheinen, eine Veränderung, weil das Austrocknen langsam aber sicher nach der Mitte zu fortschreitet. Während nämlich alle frischen Jodgummipräparate ganz entsprechend den Controlpräparaten in Jodglycerin das Glycogen z. B. in den Leberzellen als homogene Masse oder in zusammenhängenden Schollen aufweisen, bilden sich in gewissen alten Präparaten in diesen bisher zusammenhängenden Massen feine Risse, so dass jetzt das Glycogen in kleine Felder oder unregelmässig begrenzte Körner zerfallen erscheint. Es kann nach meiner Ansicht keinem Zweifel unterliegen, dass diese Erscheinung ein Kunstprodukt ist, hervorgerufen durch die allmählich fortschreitende vollständige Austrocknung der Präparate. Diese Eigenthümlichkeit findet sich, wie ich mich überzeugt habe, besonders an solchen Präparaten, bei denen die Jodgummischicht dünn ist, bei denen also das Austrocknen leichter und schneller erfolgt und an den Gewebselementen leichter Veränderungen hervorrufen kann. Da man nun gerade bei Anwendung stärkerer Vergrösserungen die Reagenzschicht am liebsten recht dünn hat, so hielt ich es nicht für überflüssig, auf obigen Umstand aufmerksam zu machen.

Ausser der Kaninchenleber habe ich mikrochemisch öfter die Leber des Meerschweinchens, die Leber von Fröschen (Rana esculenta) und von Salmoniden (Trutta salar und Trutta fario) untersucht.

Die Leber des Meerschweinchens enthielt in allen von mir untersuchten Fällen wenig Glycogen. Dasselbe war diffus den Leberzellen einverleibt und zeigte nicht die Anhäufung in gewissen Theilen der Zellen und der Acini, wie man sie bei Kaninchen so oft findet.

Von Rana esculenta standen mir nur aus dem Schlamm geholte Winterthiere zur Verfügung. Die Thiere waren kräftig, die Leber gross, glycogenreich. Das Glycogen war in den Leberzellen gleichmässig verbreitet und wurde durch Jodlösungen mehr hellbraun gefärbt.

In der Leber der bei Bonn gefangenen Wintersalme (Trutta salar) habe ich niemals Glycogen gefunden. Die Leber eines 10 kg schweren Wintersalms, dessen Tractus intestinalis mit Fett noch ganz bedeckt und dessen Fleisch schön roth war, wog 151,0, wurde nach der Brücke'schen Methode auf Glycogen untersucht, enthielt aber keine Spur davon.

Wiederholte mikrochemische Prüfungen der Leber anderer Wintersalme ergaben dasselbe negative Resultat. Diese Thatsache erklärt sich daraus, dass diese Thiere nach dem Aufsteigen in den Rhein gar keine Nahrung mehr zu sich nehmen, wie ich schon im Jahre 1874 nachgewiesen habe[1]).

Anders verhalten sich die Lebern von Bachforellen, die selbst im Winter — von der eigentlichen Laichzeit abgesehen — Nahrung zu sich nehmen. Herr Professor Dr. Freiherr von la Valette St. George hatte die Güte, mir die Eingeweide von vier sterilen, in seiner Fischzuchtanstalt zu Auel gefangenen Bachforellen zur Untersuchung zu überweisen. Jedes der Thiere wog c. 250,0, die vier Lebern, die ich 36 Stunden nach dem Tode nach der Brücke'schen Methode auf Glycogen verarbeitete, wogen zusammen 6,0 und enthielten 0,74 % Glycogen. Die mikrochemische Untersuchung ergab auch hier, dass das Glycogen diffus die Leberzellen durchdrang, die Färbung war ebenfalls hellbraun, die Lösung in Jodglycerin oder Lugol'scher Lösung erfolgte auffallend schnell.

Diese Thatsachen bestätigen die Erfahrung, dass der Glycogengehalt der Leber in einer directen Beziehung zur Nahrungsaufnahme und zur Beweglichkeit der Thiere steht. Viel frappanter sind

---

1) Ueber Nahrung und Lebensweise der Salme etc. Troschel's Archiv 1875.

noch die Ergebnisse von Untersuchungen an niedern Wirbelthieren, die v. Wittich[1]) mittheilt. Derselbe fand:

	Glycogen:	Magen:
Karpfen	7,6 % des Lebergewichts	vollkommen leer
	8,09 „	
Schleie	11,7 „	
	15,3 „	
	15,6 „	
Hecht	6,7 „	gefüllt mit halbverdauten kleinen Fischen
	2,5 „	
	2,8 „	
Zander	4,7 „	gefüllt
Aal (April)	kaum Spuren (?)	
Emys europaea	5,06 %	leer
Frosch (frisch eingefangen Dezember) (November)		
	5,5 % des Lebergewichts	Magen leer.
	3,6 „	
	8 „	
	5,4 „	
	5,9 „	
	6,9 „	

Es fällt an dieser Tabelle, wie v. Wittich bemerkt, besonders auf, dass bei Warmblütern sich äusserst selten ein so hoher Procentgehalt an Glycogen vorfindet.

Was noch die Leber des Menschen speciell betrifft, so verhält sie sich gegen Glycogen, wie die Leber der Wirbelthiere überhaupt. Salomon[2]) fand in den Lebern von zwei Neugeborenen 1,2 bez. 11,0 Glycogen; v. Wittich[3]) in der Leber eines 5—6monatlichen menschlichen Foetus, der gleich nach dem Tode untersucht werden konnte, 0,24 % Glycogen.

Sehr merkwürdig und physiologisch wichtig ist die Thatsache, dass die embryonale Wirbelthierleber während ihrer Entwicklung gar kein Glycogen enthält.

---

1) W. von Wittich, Aufsaugung, Lymphbildung und Assimilation. Hermann's Handbuch der Physiologie. V. Bd. 2. 1. Lieferung p. 362, 363.

2) Salomon, Centralbl. f. d. med. Wissensch. 1874. p. 738.

3) von Wittich a. a. O. p. 367.

Claude Bernard[1]) gibt an, dass die Leber erst gegen die Mitte des intrauterinen Lebens nach Vollendung ihrer histologischen Entwicklung als Galle und Glycogen bereitendes Organ zu functioniren beginne; er ist der Ansicht, dass die Bildung der Galle vor der des Glycogens begänne. Diese Angaben Claude Bernard's muss ich bestätigen.

Ich habe die Leber von Kaninchenembryonen in verschiedenen (frühen) Stadien der Entwicklung untersucht und keine Spur von Glycogen gefunden; bei einem Schafembryo von 19 cm Länge suchte ich in der Leber vergeblich nach Glycogen; die Leber eines Meerschweinchenembryos von 10 cm Länge, bei dem schon der Haarwuchs mit seiner fleckigen Zeichnung weit vorgeschritten ist, war glycogenfrei. In vielen andern Geweben dieser Thiere aber (Haut, Huf, Darmepithel, Blase, Hoden etc.) fand ich Glycogen in grossen Mengen vor[2]). In dem Maasse nun, wie sich die Glycogen-Function der Leber entwickelt, schwindet beim Embryo das Glycogen „successivement dans les enveloppes placentaires et dans les organes limitants de son corps"[3]). „Chez l'adulte, ainsi que je l'ai dit depuis bien longtemps, la formation de la matière glycogène est concentrée dans le foie et ne se retrouve plus dans les organes où l'on en rencontre chez le foetus"[4]). Dass letztere Anschauung unrichtig ist, werde ich im Lauf der weitern Darstellung noch öfter nachzuweisen Gelegenheit haben.

Endlich mag noch darauf aufmerksam gemacht werden, dass nach den Beobachtungen v. Wittich's[5]) der Glycogengehalt der einzelnen Leberlappen nicht absolut gleich, sondern gerade so verschieden ist, wie der der einzelnen Acini und Zellen. Es ist dies offenbar ein Analogon zu der von andern Drüsen (Speicheldrüsen, Milch-

1) Claude Bernard, De la matière glycogène considerée comme condition de développement de certains tissus chez le foetus etc. Journal de la physiologie Tome II. 1859. p. 335.

2) Claude Bernard hat in den embryonalen Drüsen (Nieren und Anhangsdrüsen bei Tractus intestinalis) kein Glycogen gefunden; nur die Ausführungsgänge der Drüsen enthalten nach ihm Glycogen. Diese Angabe muss ich bestätigen.

3) Claude Bernard, De la matière glycogène etc. p. 336.

4) Ebenda, p. 336. Anmerkung 2.

5) von Wittich, Zur Statik des Leberglycogens. Centralblatt für die med. Wissensch. 1875. p. 113—148.

drüsen, Niere) bekannten Thatsache, dass die Drüsenthätigkeit und im Zusammenhange damit das morphologische und physiologische Verhalten des Parenchyms durch die ganze Masse hindurch nicht gleichmässig ist; während einzelne Theile ruhen, sind andere in voller Thätigkeit. Das Glycogen aber spielt bei den hier vor sich gehenden Veränderungen eine bisher wenig oder gar nicht beachtete Rolle.

2. Leber von Wirbellosen.

Das Verhalten der Gastropodenleber zum Glycogen werde ich im nächsten Aufsatze besprechen; ich verweise also hier lediglich auf denselben.

Was die Crustaceenleber betrifft, so wurde auf die Angaben Claude Bernard's[1]) darüber schon gelegentlich aufmerksam gemacht. Er fand in der Krebsleber das Glycogen in ansehnlicher Menge nur kurz vor der Häutung, sonst wenig oder nichts; in der Zwischenzeit zwischen zwei Häutungen ist die Leber ein „gallebereitendes" Organ. Max Weber[2]) hebt dagegen in seiner vortrefflichen Untersuchung über die Crustaceenleber hervor, dass es ihm nicht gelungen sei, Glycogen auf mikrochemischem Wege in den Drüsenzellen nachzuweisen. Er ist der Ansicht, „dass das zum Aufbau des Panzers nöthige Glycogen innerhalb der Zellen des Fettkörpers bereitet wird, auch der Zellen, welche die Tunica serosa der Drüsenschläuche bilden und dass eben hierdurch Cl. Bernard zu seiner Ansicht verleitet worden ist." Hoppe-Seyler[3]) hat nur einen „geringen Gehalt von Glycogen" in der Verdauungsdrüse des Krebses constatirt. In einer neuen Arbeit über die Mitteldarmdrüse der Crustaceen von Dr. Joh. Frenzel[4]) finde ich keine specielle Angabe über das Glycogen; Frenzel bemerkt aber in Bezug auf Decapoden, dass Jodtinctur weder in den Ferment-, noch in den Weber'schen Leberzellen (nach Frenzel „Fettzellen") „Rothfärbung" hervorrief; das Protoplasma wurde nur

---

1) Claude Bernard, Leçons etc. p. 110 ff. T. II.

2) Max Weber, Ueber den Bau und die Thätigkeit der sogenannten Leber der Crustaceen. Archiv f. mikr. Anatomie. 17. Bd. p. 452 ff. Anmerkung.

3) Hoppe-Seyler, Unterschiede im chemischen Bau und der Verdauung höherer und niederer Thiere. Pflüger's Archiv, Bd. 14. p. 399.

4) Frenzel, Ueber die Mitteldarmdrüse der Crustaceen. Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel. V. Bd. 1. Heft.

gelbbraun, die Secretblase etwas dunkler gefärbt 1). Ich schliesse daraus, dass Frenzel kein Glycogen gefunden hat.

Wir haben demnach offenbar widersprechende Angaben vor uns und ich habe mich deshalb entschlossen, dieser Frage noch einmal näher zu treten. Herr cand. med. B. Kirch ist unter meiner Leitung mit einer Untersuchung über das Verhalten der Gewebe des Flusskrebses zum Glycogen beschäftigt und hat schon einige Versuche ausgeführt. Herr Kirch wird die Ergebnisse seiner Arbeit später im Zusammenhange veröffentlichen, ermächtigt mich aber schon jetzt zu folgender Mittheilung. Bei grossen 5—6jährigen Flusskrebsen (Oderkrebsen) fanden sich nach 5wöchentlichem Fasten in der Leber noch deutliche Spuren von Glycogen vor, während die Muskeln glycogenfrei waren. Nach Fütterung mit reinem, kohlehydratefreiem Fibrin wurden in der Leber 0,80 % bez. 0,35 %, in den Muskeln 0,114 % bez. 0,142 % gefunden. Wir ziehen aus diesen Befunden vorläufig nur den einen Schluss, dass die Leber des Flusskrebses in der That Glycogen bildet 2). Ob diese Bildung nun bloss in den Zellen der Tunica serosa der Drüsenschläuche stattfindet, wie Weber meint, oder ob auch die Drüsenzellen selber dabei thätig sind, soll durch weitere Untersuchungen entschieden werden.

Neuerdings hat auch die sog. Leber der Spinnen eine gründliche Bearbeitung durch Bertkau 3) erfahren. Er fand im Zwischengewebe „eine Unmasse kleinerer und grösserer Kugeln von concentrischer Schichtung"; „mit Jod färben sie sich, gleich Glycogen, nach einiger Zeit braunroth." Bertkau bemerkt

---

1) Frenzel, a. a. O. p. 74.

2) Auch Krukenberg hat das schon gefunden. Vgl. Ueber Reservestoffe. Vergleichend-physiol. Studien an den Küsten der Adria. II. Abtheilg. p. 59. Er sagt: „Schon früher hatte ich mich in Bestätigung einer Angabe Hoppe-Seyler's von dem, wenn auch geringen Glycogengehalte der Lebern lebenskräftiger Flusskrebse überzeugt und auch aus ihren Muskeln Glycogen dargestellt." In der soeben erschienenen Arbeit von Bourquelot (Recherches sur le phénomènes de la digestion chez les mollusques céphalopodes. Archives de Zoologie experim. II. Serie. III. Bd. p. 1—73) finde ich die Angabe, dass derselbe auch bei einer Krabbe, Portunus puber, Glycogen in geringer Menge aus der Leber dargestellt hat (p. 3).

3) Bertkau, Ueber den Bau und die Function der sog. Leber bei den Spinnen. Archiv f. mikrosk. Anat. 23. Bd. S. 224.

dann: „Ob hier eine (unlösliche) Modification von Glycogen oder was für ein Körper vorliegt, kann ich nicht entscheiden.“ Auch Ehrlich [1]) gibt an, dass eine in Wasser überhaupt unlösliche Modification des Glycogens und zwar in den geschichteten Epithelien vorkomme. Ich habe diese unlösliche Modification des Glycogens nie gefunden und da gerade die Löslichkeit des Glycogens in Wasser, Glycerin und allen wässerigen Flüssigkeiten von allen Beobachtern als eine der charakteristischsten Eigenthümlichkeiten des Glycogens constatirt worden ist, so unterscheidet sich die von Ehrlich erwähnte Modification sehr wesentlich von den bis jetzt bekannten Formen des Glycogens. Was nun den von Bertkau gefundenen Körper in der Spinnenleber betrifft, so hat er sich mit Recht sehr vorsichtig geäussert. Die concentrische Schichtung, die Unlöslichkeit in Wasser, Alkalien und verdünnten Säuren verbieten nach meiner Ansicht schlechterdings die Annahme, dass hier Glycogen vorliegt [2]). Dagegen kommt nach meinen Untersuchungen Glycogen im Darmepithel der Spinnen vor, was hier nebenbei erwähnt sein mag [3]).

Es ist hier vielleicht der geeignete Ort darauf aufmerksam zu machen, dass eine Braunfärbung durch Jod noch bei andern Zellbestandtheilen vorkommt, ohne dass die Diagnose auf Glycogen gestellt werden dürfte. Frenzel hat gefunden, dass die Fetttropfen in den Leberzellen von Crustaceen (Lysmata, Maja etc.) sich mit Jodtinctur deutlich gelbbraun färben. Ich habe im nicht abgelaichten, der Resorption verfallenen Hoden der Bachforelle fettartige Kugeln getroffen, die durch eine Jodlösung langsam tiefbraun werden; ebenso sehe ich in der Gastropodenleber während der Verdauung gelbliche tropfenartige Massen, die sich auf Zusatz von Jod langsam braun färben. Dass hier kein Glycogen vorliegt,

---

1) Ehrlich a. a. O. p. 45.

2) Mit einer Untersuchung über die chemische Natur der von Bertkau gefundenen Kugeln bin ich zur Zeit beschäftigt.

3) In der Arbeit von Bourquelot (Recherches sur les phénomène de la digestion chez les mollusques céphalopodes. Archives de Zoologie expérimentale II. Serie T. 3. p. 56. 57) finde ich die Mittheilung, dass derselbe auch in der Cephalopodenleber (poulpe) Glycogen gefunden hat, während er früher (Archives de Zoologie expérimentale. 1882. p. 419) zu negativen Ergebnissen gelangt war.

4) A. a. O. p. 64.

ergibt sich für den durch längere Uebung Geschulten schon aus der Art der Einwirkung des Reagenzes: überall, wo sich Glycogen findet, wirkt eine Jodlösung auf dasselbe nach meiner Erfahrung sehr schnell ein; meist schon nach wenigen Minuten hebt sich das braune Jodglycogen deutlich von den umliegenden Gewebetheilen ab. Nur darf man nicht gleich ein Deckglas auflegen, weil dies das Eindringen des Reagenzes ausserordentlich beeinträchtigt.

In der Leber von Lamellibranchiaten hat schon Claude Bernard[1]) eine Substanz gefunden, die nach den angegebenen Reactionen wahrscheinlich Glycogen war.

3. Niere der Wirbelthiere.

Ueber das Vorkommen von Glycogen in der Niere erwachsener Thiere hat u. a. Ehrlich Mittheilungen gemacht. Bei Kaninchen, Meerschweinchen und Mäusen wurde die „Abwesenheit des Glycogens in dem eigentlichen Parenchym der Niere constatirt, während es in dem Epithel des Nierenbeckens, resp. auch in den Anfängen der Sammelröhren (Kaninchen ohne Weiteres) nachzuweisen war“ [2]). In manchen normalen Menschennieren fanden sich ebenfalls „minimale Mengen“ von Glycogen. „Die Glycogeninfiltration . . . . fand sich nur auf vereinzelte Epithelzellen des Canals beschränkt“ [3]). Auch bei Fröschen fand er es „in gewissen Abschnitten des Nierenparenchyms“ [4]). Von ausgewachsenen Thieren habe ich nur das Kaninchen auf diesen Punkt untersucht und bestätige lediglich Ehrlich's Angaben[5]). Ausserdem habe ich die Nieren von Schaf-, Meerschweinchen- und Kaninchenembryonen auf Glycogen geprüft und bin wesentlich zu demselben Ergebniss gekommen, welches schon Rouget[6]) und Claude Bernard[7]) mit-

1) Claude Bernard, Recherches sur une nouvelle function etc. Annales des sciences nat. III. Série. T. XIX. Zoologie, 1853. p. 334 ff.

2) Ehrlich a. a. O. p. 35. Vgl. auch Paschutin, citirt p. 286.

3) Ebenda p. 36.

4) Ebenda p. 39, Anmerkung.

5) In den Nieren von Hunden wies Abeles nach mehrtägiger Brotfütterung Glycogen nach (Centralblatt für die medic. Wissensch. 1876. p. 84).

6) Rouget, Des substances amyloïdes, de leur rôle dans la constitution des tissus des animaux. Journal de la physiologie 1859. p. 320.

7) Claude Bernard, De la matière glycogène etc. Journal de la physiologie 1859. p. 326 ff.

getheilt haben. Rouget sagt: „Déjà aussi chez le même embryon, toutes les cellules épitheliales . . . . de l'appareil génito-urinaire . . . . sont remplies de plasma amylacé.“ (Rouget nennt das Glycogen „Zoamyline“ oder „plasma amylacé“.) Dieser Ausdruck ist etwas zu allgemein und deshalb ungenau. Claude Bernard drückt sich bestimmter aus: „Le tissu glandulaire . . . ne renferme pas de matière glycogène. Sauf l'épithélium des conduits glandulaires, je n'ai trouvé de matrière glycogène, dans le tissu même des reins . . . . à aucune époque du developpement foetal“ [1]). An einer andern Stelle (p. 332) sagt er von den „voies génito-urinaires“ — „elles offrent également chez l'embryon des cellules glycogènes pendant leur evolution, j'en ai constatè sur la muqueuse . . . de l'uretère et même dans les canalicules des reins.“ Ich fand bei Schaf- und Meerschweinchenembryonen das Glycogen im Epithel des Ureters, des Nierenbeckens und der Sammelröhren; die eigentlichen Harnkanälchen waren frei von Glycogen, ebenso Glomeruli und Gefässe. Bei einem sehr jungen Kaninchenembryo, in dem die Differenzirung des Wolff'schen Körpers noch nicht vollendet war, fand sich Glycogen im Epithel aller Sammelröhren, des Nierenbeckens etc., sowie des Müller'schen Ganges.

4. Niere der Wirbellosen.

Ueber das Vorkommen von Glycogen in diesem Organ liegen, so viel mir bekannt ist, bis jetzt keine Angaben vor. Ich habe deshalb die Niere der Gastropoden daraufhin einer Untersuchung unterzogen.

Ueber den Bau und die Function dieses Organs verdanken wir Meckel [2]) die wichtigsten und im wesentlichen von allen spätern Forschern [3]) bestätigten Angaben. Es wird hier nur das

1) Claude Bernard a. a. O. p. 335.

2) Meckel, Mikrographie einiger Drüsenapparate der niedern Thiere Müller's Archiv. 1846.

3) Z. B. Leydig, Ueber Paludina vivipara. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. II. Bd. p. 180 ff. — Boll, Beiträge zur vergleichenden Histiologie des Molluskentypus. Archiv f. mikrosk. Anatomie. 1869. Supplement p. 92 ff. Man vergleiche auch die Zusammenstellung der in der Niere und verwandten Organen von Mollusken gefundenen Körper aus der Harnsäuregruppe bei Krukenberg, Vergleichend-physiol. Untersuchungen etc. II. Abtheil. p. 17 ff.

hervorgehoben, was zum Verständniss der nachfolgenden Mittheilung und der Zeichnung Tafel XVIII, Figur 22 erforderlich ist. Der secernirende Theil der Niere — ich habe vorzugsweise die der Heliciden im Auge — besteht aus einem dreieckigen Sack, dessen Wände mit vorspringenden Falten dicht besetzt sind. „Einzelne Partien dieser Blätter sind nur an einer Seite befestigt und bilden faltige einfache Vorsprünge, gewöhnlich aber sind sie sowohl an der obern, als an der untern Wand des Nierensackes befestigt und stehen perpendiculär auf dem Ausführungsgange parallel neben einander. So entstehen durch die Blätter in dem Nierensack eine Menge Fächer, welche in den an ihrem Ende verlaufenden Ausführungsgang durch enge Oeffnungen münden. Die Vermehrung der Oberfläche ist demnach in der Niere der Gastropoden nicht durch Follikel-, sondern durch Faltenbildung bewerkstelligt" (Meckel a. a. O. p. 15). Die gesammte Oberfläche der beschriebenen Falten trägt nun das Epithel, welches das eigenthümliche Product der Drüse, harnsaures Ammoniak, Harnsäure und Körper der Harnsäuregruppe [1], secernirt oder wenn man will excernirt. Diese Producte sammeln sich in einem Bläschen oder wie Boll (p. 93 ff.) will, einer Vacuole [2] an und werden in einem gewissen Reifestadium durch Dehiscenz der Zellen frei.

Es zeigt nun meine Figur 22 Tafel XVIII einen mit Jodgummi behandelten Schnitt durch eine an einer Seite frei in den Nierensack hineinragenden Drüsenfalte. Nach aussen ist die ganze Partie durch ein niedriges Cylinderepithel begrenzt, welches einem bindegewebigen, stark mit Muskelfasern durchsetzten Grundgewebe aufsitzt; eine scharfe Trennung zwischen Submucosa und Muscularis existirt nicht. Das Grundgewebe setzt sich direct in die Falte fort, die das Epithel trägt. Namentlich an den Seiten der Falten finden sich Leydig'sche Bindesubstanzzellen oft in grosser Menge. Das Epithel selber finde ich an guten Schnitten der mir vorliegenden 5 Tage lang mit Brot gefütterten Helix pomatia stets in einfacher Schicht. Die Zellen sitzen oft schräg, oft ganz senk-

---

1) In der Niere von Arion empirium fand ich Xanthin.

2) Selbst von Bildung einer Vacuole ist nach Boll (p. 94) bei Helix hortensis keine Rede; die harnsauren Concremente „erreichen, in das Protoplasma der membranlosen Zellen eingebettet, die Grenze ihres Wachsthums." Ein näheres Eingehen auf diesen Punkt ist hier nicht angebracht.

recht ihrer Unterlage auf, erreichen oft eine bedeutende Höhe, enthalten einen grossen, meist kugeligen Kern und bestehen aus einem mit feinen Körnern durchsetzten Protoplasma.

Wo finden wir nun das Glycogen? Das Grenzepithel enthält nichts, die Muskeln wenig, das secernirende Epithel viel und die Bindesubstanzzellen am meisten. War der Schnitt so fein, dass er nur feine Scheibchen der Epithelzellen liefert, so hat man natürlich auch nur eine dünne Glycogenschicht vor sich. Solche Zellen zeigen dann nach Jodbehandlung einen eigenthümlichen orangen Farbenton, der in der Zeichnung nicht weiter berücksichtigt wurde.

Man kann nun den Einwand erheben, dass man nach einer solchen von der natürlichen Ernährungsweise so sehr abweichenden Fütterung keine normalen Verhältnisse vor sich habe. Ich habe deshalb auch die Niere von im Freien gefangenen Sommerthieren untersucht und habe an derselben wohl quantitative aber keine qualitativen Unterschiede im Glycogengehalt wahrgenommen. Man findet in solchen Nieren das Glycogen in denselben Gewebselementen, aber überall weniger; namentlich sind viele Epithelzellen ganz frei von Glycogen. Bei andern Gattungen ist die Niere weniger reich an Glycogen als bei Helix. In der Niere von Limax wenigstens fand ich nach 16stündiger Brotfütterung kein Glycogen im Epithel, wohl aber in den Bindesubstanzzellen; bei einem andern Exemplar nach 3tägiger Fütterung viel mehr Glycogen in den Bindesubstanzzellen, aber auch hier die Epithelzellen frei davon.

Die Gattung Arion verhält sich wesentlich wie Limax; nur nach sehr reichlicher Fütterung tritt das Glycogen in den secernirenden Zellen der Niere auf.

Bei Cyclostoma elegans müssen wir nach dem gegenwärtigen Stande unserer Kenntnisse zwei Nieren [1]) annehmen. Die in der Lungenhöhle gelegene Niere, die diesen Namen freilich mehr aus morphologischen als physiologischen Gründen verdient, finde ich bei gut genährten (am 17. Juli 1884 auf dem Hammerstein ge-

1) Vergleiche darüber Claparède, Beitrag zur Anatomie des Cyclostoma elegans, Müller's Archiv 1858, und meine Mittheilung im Zool. Anzeiger 1884 p. 474 ff. Ob zwischen den beiden Nieren ein Zusammenhang besteht, habe ich noch nicht untersuchen können.

fangenen) Thieren das Glycogen nur in den Bindesubstanzzellen, in den Epithelzellen keine Spur. Die andere zwischen den Darmwindungen gelegene Niere („Concrementendrüse" Claparède's), in der ich harnsaure Concremente nachwies, ist viel reicher an Glycogen. Nicht nur die hier in ungeheurer Menge vorhandenen Bindesubstanzzellen sind vollgepfropft mit Glycogen, sondern auch die secernirenden Zellen bergen in dem ihnen gebliebenen Protoplasmarest grosse Mengen von Glycogen.

Beim Hungern schwindet aus der Niere das Glycogen gerade so wie aus andern Organen. Helix pomatia und Cyclostoma elegans wurden am 5. Februar d. J. während des Winterschlafes, also nach mehrere Monate langem Fasten untersucht. Die Niere, selbst die Bindesubstanzzellen, waren absolut frei von Glycogen.

5. Speicheldrüsen von Gastropoden.

Der Bau dieser Drüsen ist vollkommen richtig von Leydig[1]) und Semper[2]) dargestellt worden. Die paarigen weiss oder gelblich aussehenden, lappigen Drüsen erstrecken sich weit am Oesophagus und Anfangsdarm entlang, haben einen langen Ausführungsgang, der die obere Wandung des Schlundkopfes durchbricht und in der Mundhöhle mündet, und bestehen aus einer grossen Zahl von Drüsenläppchen, die mit secundären etc. Ausführungsgängen versehen sind. Jedes dieser Läppchen besteht nun aus einer Anzahl von Secretionszellen; „dieselben sind gross und jede ist einzeln in ein zartes, bindegewebiges, mit etlichen Kernrudimenten versehenes Beutelchen gebettet. Letzteres verlängert sich in einen dünnen Stiel und verbindet sich dadurch mit dem gemeinsamen Ausführungs- oder Sammelgang, dessen Innenfläche bei Limax ein Flimmerepithel zu haben scheint." (Leydig, a. a. O. p. 348). Letztere Angabe kann ich vollkommen bestätigen: bei Limax variegatus sehe ich die Flimmer selbst in den kleinsten Sammelröhren, während die sehr niedrigen Wimperzellen selber meist nicht deutlich hervortreten. In etwas grösseren Ausführungsgängen finde ich ein niedriges mit Wimpern versehenes Cylinderepithel, während in den grössern Ausführungsgängen die Wimpern nur stellenweise auftreten. Wir haben also hier ähn-

1) Leydig, Lehrbuch der Histiologie. 1857. p. 348 ff.

2) Semper, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Pulmonaten. Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie. VIII. Bd. 1857. p. 364 ff.

liche Verhältnisse, wie sie Leydig[1]) vom Darm beschreibt und wie ich sie in den Leberausführungsgängen fand. Bei Helix pomatia dagegen ist es mir weder an den kleineren, noch an den grösseren Ausführungsgängen gelungen ein Wimperepithel zu finden. An einem kleineren Sammelrohr fand ich in der Wand an einem Alauncarminpräparat zahlreiche Kerne, die mir niedrigen Zellen anzugehören schienen. Auch Semper hat an den feinsten Aesten kein Epithel gefunden, „zweifelt aber nicht im Mindesten an dem Vorhandensein eines solchen, da bei vorsichtiger Behandlung selbst in den feinsten Kanälen deutliche Wimperung wahrzunehmen ist“ (Semper a. a. O. p. 365). Ein näheres Eingehen auf diese Dinge würde mich indessen zu sehr von meinem Gegenstande entfernen.

Es mag noch im Allgemeinen bemerkt werden, dass die Speicheldrüsen von Limax verhältnissmässig arm an Bindesubstanz sind, während sich in denen von Helix pomatia ausserordentlich viele Leydig'sche Bindesubstanzzellen namentlich an allen Ausführungsgängen vorfinden. Sie dienen, hier wie überall, als Füllung bezw. als Hülle.

Welche Gewebe der Speicheldrüsen enthalten nun das Glycogen? Ein Blick auf das Uebersichtsbild Tafel XVIII Figur 23 wird uns das schnell lehren. Principiell gibt es in der ganzen Drüse keine Gewebselemente, in denen das Glycogen nicht vorkäme: wir sehen es am stärksten vertreten in den Bindesubstanzzellen, in den bindegewebigen Hüllen der secernirenden Speichelzellen und in manchen Speichelzellen selber; wir finden es in geringerer Menge in andern Speichelzellen und nur Spuren davon im Epithel der Ausführungsgänge.

Das Präparat, nach dem oben erwähnte Figur gezeichnet wurde, stammt aus einer Speicheldrüse einer Helix pomatia, die Anfangs Dec. 1884 aus dem Winterschlaf geweckt und dann in einem Tag und Nacht geheizten Raum mit Schwarzbrot 5 Tage lang gefüttert wurde. Es ist mit Jodgummi nach Ehrlich behandelt. Durch Jod sind alle protoplasmatischen Theile, auch das Secret in den Zellen und den Ausführungsgängen gelb gefärbt, während das Glycogen je nach der Mächtigkeit, in der es auftritt, braun, rothbraun, orangebraun wurde. Demgemäss sind die

1) Leydig, Ueber Paludina etc. p. 164 u. 165.

peripheren Schichten der Bindesubstanzzellen, das spärliche Protoplasma mit dem Kern gelb, das fast den ganzen Zellleib erfüllende Glycogen braun; die Secretionszellen mit ihren Bindegewebshüllen und dem mehr oder weniger fertig gebildeten Secret gelb, die ihnen einverleibten Körner, Schollen, Platten von Glycogen braun; die Ausführungsgänge mit ihren Epithelzellen gelb, das die letzteren theilweise diffus durchsetzende Glycogen orangebraun.

Sehr merkwürdig ist die Verschiedenheit, die sich im Verhalten der Secretionszellen zum Glycogen zeigt. Einige Zellen sind ganz frei von Glycogen, dagegen ganz erfüllt mit glänzenden, gelblich gefärbten Secretkugeln. In andern Zellen sieht man in der Bindegewebshülle noch Glycogenmassen, die sich wie Halbmonde an die Zelle anschmiegen; auch in der Zelle selbst findet sich hier und da ein Glykogentröpfchen, sonst ist das ganze Innere der Zelle mit Secretkugeln erfüllt. Dann wieder findet man Zellen, die fast ganz mit Glycogenmassen in allen Formen vollgepfropft sind, während die Secretkugeln zurücktreten. Das Verhalten der Kerne in diesen Zellen, welches wenig constant ist, und die physiologische Bedeutung der besprochenen Erscheinungen soll weiter unten besprochen werden.

6. Andere Drüsen von Wirbelthieren.

In den andern Drüsen der Wirbelthiere — ausser Leber und Niere — scheint Glycogen während des extrauterinen Lebens gar nicht bezw. nur in geringem Masse vorzukommen.

Ehrlich[1]) berichtet, dass er im normalen Pankreas kein Glycogen gefunden habe.

Pavy (siehe Centralblatt für die med. Wissensch. 1882. p. 100) fand Glycogen in Milz, Pankreas und Niere.

In den Drüsen der Darm- und Magenwand des Kaninchens habe ich in verschiedenen Stadien der Verdauung kein Glycogen gefunden. Eine systematische Untersuchung der Speicheldrüsen auf Glycogen während Ruhe und Thätigkeit ist bis jetzt, so viel ich weiss, nicht vorgenommen worden. Ueber einen etwaigen Glycogengehalt der Lunge — wenn ich dieses Organ hier unterbringen darf — finde ich nur wenige Angaben[2]). In den Lungen

1) Ehrlich a. a. O. p. 38.

2) Die meisten Angaben über das Vorkommen von Glycogen in der Lunge (Kühne, Ehrlich und Frerichs etc.) beziehen sich auf pathologische Verhältnisse (Diabetes, Pneumonie).

zweier Kaninchen, die ich gelegentlich untersuchte, fand ich kein Glycogen, ebensowenig in den Lungen von Winterfröschen und einer Lacerta stirpium.

Dagegen berichtet Abeles[1]), dass er in den Lungen von Hunden nach 3tägiger Brodfütterung Glycogen nachweisen konnte. Ebenso fand Paschutin[2]) fast immer Glycogen in den Lungen von Hunden.

In den Hoden des Hundes fand Kühne[3]) Glycogen unmittelbar nach der Castration; Luchsinger[4]) fand es im Ovarium von Fröschen, in den Hoden von Sommerfröschen und in den Hoden gut genährter Hunde.

In der Thyreoidea, Thymus, Lacrymalis, den Schweissdrüsen, Talgdrüsen, Milchdrüsen[5]), Tonsillen ist bis jetzt kein Glycogen nachgewiesen worden.

Es kann also keinem Zweifel unterliegen, dass bei erwachsenen Wirbelthieren das Glycogen nur in verhältnissmässig wenigen Drüsen vorkommt. Andererseits muss aber auch hervorgehoben werden, dass wir es hier mit einem Gebiet zu thun haben, auf dem erst sehr wenige Entdeckungsreisen unternommen worden sind. Bis jetzt sind es eigentlich nur die Physiologen gewesen, die sich um einen etwaigen Gehalt der Drüsen an Glycogen, wie an andern Stoffen, gekümmert haben. Die wenigen histochemischen Arbeiten aber, die überhaupt bis jetzt vorliegen, zeigen jedenfalls zur Genüge, dass bei Erforschung der Organe und ihrer Gewebe auch der Zellinhalt mehr Berücksichtigung verlangt, als ihm bis jetzt zu Theil wurde. Wenn sich leicht nachweisen lässt, dass

---

1) Abeles, Verbreitung des Glycogens im thierischen Organismus. Centralblatt f. d. medic. Wissenschaften. 1876. p. 84. Es findet sich hier nur die vorläufige Mittheilung.

2) Paschutin, Ueber Kohlehydratentartung der Gewebe. Centralblatt für die med. Wiss. 1884. p. 689 ff. Derselbe fand Glycogen in Milz, Nieren, Haut, Knorpel und Knochen (p. 692).

3) Citirt bei Gorup-Besanez, Lehrbuch der physiol. Chemie. 1878. p. 730.

4) Luchsinger, Experim. und krit. Beiträge zur Physiol. und Path. des Glycogens. p. 14. Derselbe, Zur Glycogenbildung in der Leber. Pflüger's Archiv. 8. Bd. p. 302 Anmerk.

5) Thierfelder (Zur Physiologie der Milchbildung; Pflüger's Archiv 32. Bd. p. 621) fand im Milchdrüsensecret nach Digestion desselben mit Drüsenbrei ein Kohlehydrat, Saccharogen, nicht identisch mit Glycogen, in welchem er die Muttersubstanz des Milchzuckers sieht.

dasselbe Gewebe bei einem gut genährten Thier ganz anders aussieht, als bei einem Hungerthier, so zwingt schon die blosse Rücksicht auf das verschiedene mikroskopische Verhalten die Histologen, den Ursachen dieser Verschiedenheit nachzuspüren d. h. den Inhalt der Gewebselemente in verschiedenen Stadien der Ernährung zu erforschen. An diesem Punkte muss auch der Histologe die Ueberzeugung gewinnen, dass die Anatomie der Chemie so wenig entrathen kann, wie irgend eine andere Naturwissenschaft. Mag man die Art der Forschung, die ich hier angedeutet habe, als „Histochemie" oder als „Mikrochemie" bezeichnen; nie aber soll man vergessen, dass sie mit den „Färbemethoden" genau so viel zu thun hat, wie jede Wissenschaft mit ihrem zugehörigen Handwerk.

7. Andere Drüsen von Wirbellosen.

Unsere Kenntnisse über das Vorkommen des Glycogens in anderen, als den schon besprochenen Drüsen Wirbelloser sind noch ausserordentlich lückenhaft. Ich habe hauptsächlich die Drüsen der Gastropoden darauf untersucht und dabei soviel festgestellt, dass bei gut genährten Individuen der Species Helix pomatia, Limax variegatus, Limax agrestis, Limax cinereo-niger und Arion empiricorum das Glycogen principiell in keiner einzigen Drüse fehlt.

Abgesehen von der Thatsache, dass das Glycogen in den alle Organe dieser Thiere mehr oder weniger stark durchsetzenden Bindesubstanzzellen bei guter Ernährung niemals fehlt, fand ich es auch im eigentlichen Parenchym der Drüsen. War die Fütterung nicht sehr reichlich, so findet man allerdings oft nur Spuren in den specifischen Drüsenelementen.

So fand ich nach mehr oder weniger langer Brotfütterung Glycogen in der Fussdrüse [1]) und ihrem Hauptausführungsgang bei Limax variegatus.

---

1) Vergl. über den Bau derselben u. A. Semper (Zeitschrift für wissensch. Zoologie. 8. Bd. p. 351), der auch die ältere Literatur in der Anmerkung citirt. Sochaczewer (Zeitschrift f. w. Zool. 35. Bd. p. 30—46), der in der Fussdrüse, wie früher der Amerikaner Leidy, ein Geruchsorgan sieht. Gegen diese Auffassung Simroth (Zeitschrift für wissensch. Zoologie Bd. 36. p. 1—67), der sie lediglich als Schleimdrüse auffasst, die zur Herstellung des Schleimbandes als Unterlage für die Fortbewegung beiträgt. Man vgl. auch Carrière, Die Fussdrüsen der Prosobranchier etc. Dieses Archiv. 21. Bd. p. 387.

Auch die Geschlechtsdrüse[1]) mit ihren Adnexen enthält nach reichlicher Fütterung Glycogen. So finde ich nach 5tägiger Brotfütterung bei Helix pomatia Glycogen in der Zwitterdrüse und zwar sehr viel in den Bindesubstanzzellen, Spuren in den Follikeln; ferner findet sich Glycogen in den Geweben des Vas deferens, des Eileiters, der Eiweissdrüse, des Pfeilsackes. Ebenso verhalten sich Limax cinereo-niger und Arion empiricorum.

Endlich fand ich auch Glycogen in den Manteldrüsen[2]) von Helix pomatia, die hauptsächlich Schleim, Pigment, kohlensauren und phosphorsauren Kalk enthalten und ausstossen. Hier fand sich oft das Glycogen diffus dem Drüseninhalt beigemengt und zwar nur in den tieferen Partien der Drüse.

Von Drüsen anderer Wirbellosen habe ich noch mit Herrn cand. med. B. Kirch die grüne Drüse des Flusskrebses untersucht und darin ebenfalls geringe Mengen von Glycogen gefunden.

II. Muskeln.

1. Muskeln der Wirbelthiere.

Bald nach der Entdeckung des Glycogens von Claude Bernard und Hensen wurde das Vorkommen des Glycogens in den Muskeln von verschiedenen Forschern (Sanson, Limpricht, Mac-Donnel etc.) constatirt. O. Nasse[3]) sprach dann zuerst den Satz aus, dass das Glycogen ein normaler Bestandtheil des Muskels sei, constatirte den verschiedenen Gehalt der

---

1) Ueber den Bau derselben siehe Leydig, Histologie p. 528 ff. Bronn, Klassen und Ordnungen. III. 2. p. 1212 ff.

2) Ueber den Bau derselben vgl. Leydig, Die Hautdecke und Schale der Gastropoden. Troschel's Archiv. 1876. p. 209—292. Auch Blochmann, Ueber die Drüsen des Mantelrandes bei Aplysia etc. Zeitschrift für w. Zoologie. 1883. p. 411—418. Blochmann ist mit Boll und Leydig der Ansicht, dass die einzelligen Drüsen als umgebildete Epithelzellen zu betrachten sind, entgegen der von Flemming (Untersuchungen über die Sinnesepithelien der Mollusken. Arch. f. mikr. Anat. Bd. VI. 439 ff.), „welcher sie aus Bindegewebszellen hervorgehen und erst nachträglich mit der Aussenwelt in Verbindung treten lässt" (p. 417). Flemming hat aber später selber seine geänderte Auffassung mitgetheilt. Dieses Archiv. 13. Bd. p. 847 Anm.

3) O. Nasse, Beiträge zur Physiologie der contractilen Substanz. Pflüger's Archiv. 2. Bd. (p. 100).

verschiedenen Muskelgruppen an Glycogen [1]) und den Verbrauch von Kohlehydraten (Glycogen und Zucker) bei der Thätigkeit (Starre) des Muskels [2]). Der letztere Satz ist neuerdings durch die Versuche von Boehm erschüttert worden; derselbe kam zu folgenden Ergebnissen: „Die Starre allein hat keine Abnahme des Muskelglycogens zur Folge; wo sich die Prozesse der Fäulniss und Starre combiniren, nimmt der Glycogengehalt der Muskeln zwar deutlich ab, ohne indessen vollständig zu verschwinden“ (p. 54). Es scheint aber doch, dass für den unversehrten Muskel des lebenden Organismus das Nasse'sche Princip [4]), „dass der Glycogengehalt in umgekehrtem Verhältnisse zur Thätigkeit des Muskels steht“, seine Gültigkeit behalten wird. Der grössere Glycogengehalt derjenigen Muskeln, die durch Nervendurchschneidung [5]), künstliche Behinderung [6]), natürliche Bedingungen der Organisation [7]) in ihrer Function gestört sind, andererseits die Verminderung des Glycogengehalts durch Tetanisirung [8])

---

1) Bemerkungen zur Physiologie der Kohlehydrate. Pflüger's Archiv. 14. Bd. p. 482.

2) O. Nasse, Beiträge etc. p. 106.

3) Boehm, Ueber das Verhalten des Glycogens und der Milchsäure im Muskelfleisch etc. Pflüger's Archiv 23. Bd. p. 44.

4) O. Nasse in Hermann's Handbuch der Physiologie. I. Bd. p. 281.

5) Mac Donnel, Americ. journ. of the med. sc. XLVI. 1863 p. 523. Citirt bei O. Nasse in Hermann's Handbuch. Chandelon, Pflüger's Archiv 13. Bd. p. 626.

6) Ogle, St. George hospital. reports III. 1868 p.. 149. Citirt bei O. Nasse l. c.

7) Weiss (Wiener acad. Sitzungsberichte LXIV. Bd. 1871. II. Abtheilg.) fand, dass bei hungernden Hühnern das Leberglycogen schon verschwunden sein kann, während die Brustmuskeln noch ansehnliche Mengen von Glycogen beherbergen. Die Erklärung für diese merkwürdige Thatsache gab Luchsinger. Schon in seiner Dissertation hatte er nachgewiesen, dass beim Hund, bei der Katze, der Taube, dem Kaninchen und dem Frosch das Muskelglycogen viel früher verschwindet als das Leberglycogen (l. c. p. 19 ff.). Er erklärte deshalb den Befund von Weiss dadurch, dass gerade beim Huhn das sehr reducirte Flugvermögen die Ansammlung und längere Erhaltung des Glycogens in den Pectorales begünstigen und ermöglichen müsse. Den directen Beweis für die Richtigkeit dieser Erklärung brachte Luchsinger dann später (Pflüger's Archiv 18. Bd. 1878. p. 472 ff.).

8) Weiss a. a. O. p. 287.

und „Inanition, bei welcher es parallel der Leistungsfähigkeit schwindet“[1]), alle diese Thatsachen sprechen entschieden für die Nasse'sche Lehre. Freilich ist damit nicht bewiesen, dass das Glycogen die directe Kraftquelle des Muskels ist.

Der Glycogengehalt des Muskels scheint keine Beziehung zu seiner Farbe zu haben. Die Muskeln haben nach Krause[2]) eine „eigenthümliche, rothe, blasse oder dunklere Farbe.“ Krukenberg (Vgl.-physiol. Studien IV. Abtheilg. p. 44 ff.) untersuchte bei Luvarus imperialis die verschiedenartige Function der rothen, halbrothen und meergrünen Skeletmuskeln. Ich habe beim Kaninchen auf eine etwaige Beziehung der Farbe der Muskeln zum Glycogengehalt geachtet und gebe im folgenden eine kurze Mittheilung darüber.

Während die meisten Muskeln des Kaninchens (Extremitäten, Bauchmuskeln etc.) farblos oder leicht gelblich erscheinen, sind einige andere (Zwerchfell) ganz roth. Nach Krause „steigt die Anhäufung des Farbstoffs mit dem stärkern Gebrauch“ (Semitendinosus des Kaninchens) (p. 80). Wie Grützner[3]) mittheilt, ergaben die Versuche von Ranvier, Kronecker und Stirling übereinstimmend, dass die „weissen Muskeln sich schnell, die rothen dagegen langsam zusammenziehen und in gleicher Art wieder in ihren Ruhezustand zurückkehren. Zudem ermüden erstere schnell, letztere dagegen langsam.“ Grützner bemerkt dann weiter: „Die rothen Muskeln des Kaninchens enthalten über noch einmal so viel sich mit Jod braun färbende Substanz als die weissen“ (p. 672 Anm.). Grützner schreibt diesen Umstand z. Th. dem grösserern Gehalt an Haemoglobin, z. Th. dem wahrscheinlich reichern Glycogengehalt zu (p. 672). Ich habe die Muskeln des Kaninchens sehr oft mikrochemisch untersucht und bin zu der Ansicht gekommen, dass in den rothen Muskeln der Glycogengehalt nur zum Theile die stärkere Braunfärbung durch Jod veranlasst. Ein sehr lehrreiches Object ist das fast stets roth gefärbte

---

1) von Wittich in Hermann's Handbuch der Physiologie V.p. 2. 362 ff. Derselbe giebt hierin auch die Versuche von Boehm und Hoffmann (Arch. f. exper. Path. u. Pharm. 8. Bd. p. 422 ff.), und einige der Versuche von J. Mayer (Pflüger's Archiv Bd. 17. p. 164 ff.).

2) W. Krause, Allgemeine u. mikrosk. Anatomie. 1876. p. 80.

3) Grützner, Zur Anatomie und Physiologie der quergestreiften Muskeln. Recueil zoologique Suisse I. Bd. 1884. p. 665 ff.

Zwerchfell des Kaninchens. Hier sieht man deutlich, dass manche Muskelfasern durch Jod braun werden, während andere gelb bleiben; dazwischen bemerkt man Uebergänge, so dass einzelne Muskelfasern nur zum Theil vom Glycogen infiltrirt erscheinen. Andere Thatsachen aber zwingen direct zu der Annahme, dass die rothe Farbe der Muskelfaser vom Glycogengehalt unabhängig, also wohl hauptsächlich durch den grössern Gehalt an Blutfarbstoff bedingt ist. Es scheint festzustehen, dass Rothfärbung der Muskelfaser ein Product ihrer Thätigkeit ist. Grützner findet die Pectorales aller gut fliegenden Vögel dunkelroth (p. 683). Ebenso fand Luchsinger[1]) die „stetsfort thätigen" Schenkelmuskeln des Huhns roth, die „mit minimaler Leistung bedachten" Brustmuskeln weiss. Da nun aber die rothen Schenkelmuskeln kein Glycogen, die weissen Brustmuskeln ansehnliche Mengen desselben enthalten (Luchsinger) und überhaupt bei Thätigkeit des Muskels Glycogen verschwindet, so muss der Glycogengehalt von der Farbe des Muskels unabhängig sein, oder die weissen Muskeln müssen mehr Glycogen enthalten als die rothen[2]). In der That findet man sehr oft in weissen Muskeln (Kaninchen, Frosch, Krebs) nach Jodbehandlung intensive Braunfärbung, die dem Gehalt an Glycogen zuzuschreiben ist[3]). Eine volle Aufklärung dieser Thatsachen ist wohl zur Zeit unmöglich.

---

1) Luchsinger, Notizen z. Physiol. des Glycogens. Pflüger's Archiv. 18. Bd. p. 472 ff.

2) Grothe fand in den rothen Brustmuskeln von Fledermäusen unmittelbar nach der Tödtung kaum Spuren, während die hellen Muskeln des Körpers durchaus wägbare Mengen von Glycogen führten. Von Wittich in Hermaun's Handbuch l. c. p. 367.

3) Ich hebe dies hervor, weil dadurch der Vorwurf entkräftet wird, dass durch Jod braunroth gefärbter Blutfarbstoff mit Glycogen verwechselt wäre. Gewebe, die mit aufgelöstem Blutfarbstoff imbibirt sind, sehen schon vor der Jodbehandlung rothbraun aus und zeigen nachher unter dem Mikroskop keine Aenderung dieser Farbe; deshalb hat von Wittich wohl Recht, wenn er Jodjodkaliumlösung als bestes Conservirungsmittel für Blutkörperchen erklärt (l. c. p. 366 Anm.). Unter dem Mikroskop zeigt ein mit Blutfarbstoff imprägnirtes Gewebe auch nach Jodbehandlung einen stärkeren Stich in's Rothe, während beim Jodglycogen der braune Farbenton stets vorherrscht. Jodglycogen entfärbt sich beim Erwärmen, Blutfarbstoff in Jod nicht.

Auf die vom Leberglycogen etwas verschiedene Färbung, die das Muskelglycogen durch Jod erleidet, habe ich schon früher verwiesen [1]). In den Muskelfasern selber sehe ich von dieser Verschiedenheit nichts: glycogenhaltige Muskelfasern werden durch Jod braunroth, wobei ich zuweilen einen Stich in's Orange bemerke. Ich habe die Muskeln vom Kaninchen, Meerschweinchen, Schaf, Reh, von mehreren Wirbelthierembryonen, vom Frosch, von der Eidechse und der Forelle untersucht und sie immer mehr oder weniger glycogenhaltig gefunden; stets wurde das Glycogen durch Jod braunroth. Auf eine sehr wichtige Eigenthümlichkeit, die ich an vielen Objecten bestätigen konnte, hat Ehrlich hingewiesen. Er fand, dass die eigentliche Muskelfibrille frei von Glycogen, die interfibrilläre Kittsubstanz von ihm durchsetzt ist [2]). Bei glycogenreichen Muskeln habe ich freilich das Glycogen auch in den Fibrillen selber wahrgenommen, was sich an Querschnitten unzweifelhaft feststellen lässt. Im Sarkolemm habe ich nicht immer Glycogen gefunden; an vielen Muskelfasern hob es sich als ein nur leicht gefärbter Saum von der Muskelfaser ab. In manchen Muskelfasern sieht man deutlich einige Fibrillen frei von Glycogen, andere mit Glycogen imprägnirt. Eine hohe physiologische Bedeutung muss der Thatsache zugeschrieben werden, dass der Muskel selbständig Glycogen zu bilden vermag, wie Külz [3]) durch eine schöne Untersuchung an entleberten Fröschen gezeigt hat.

In der normalen Herzmuskulatur ist das Glycogen von Luchsinger [4]) und Weiss [5]) aufgefunden worden. Von Wittich [6]) gelang die Gewinnung nicht; ich habe im Herzen vom Kaninchen, Meerschweinchen und Winterfröschen vergeblich darnach gesucht [7]).

1) Man vergl. die Zusammenstellung der Angaben über diesen Punkt bei Külz, Pflüger's Archiv. 24. Bd. p. 64 Anm.

2) Ehrlich, a. a. O. p. 44.

3) Külz, Bildet der Muskel selbstständig Glycogen? Pflüger's Archiv Bd. 24. p. 64 ff.

4) Luchsinger, Zur Physiologie etc. p. 14.

5) Citirt bei von Wittich, a. a. O. p. 367.

6) Hermann's Handbuch l. c. p. 367.

7) Aus später zu beschreibenden Versuchen geht aber hervor, dass man bei geeigneter Fütterung auch in der Herzmuskulatur von Fröschen Glycogen zur Aufspeicherung bringen kann.

Dagegen habe ich in den vereinzelten Muskelbündeln, die die Haut des Kaninchens durchziehen (Hautmuskel) Glycogen nachweisen können.

Auch in glatten Muskelfasern ist Glycogen gefunden worden. Brücke[1]) wies es in der Muskelhaut des Schweinemagens nach.

Brücke (l. c. p. 220) stellte auch Glycogen aus Karpfenmuskeln dar.

2. Muskeln von Wirbellosen.

Ueber das Vorkommen von Glycogen in denselben liegen mehrere Angaben vor, die Krukenberg[2]) zusammengestellt hat. Chittenden fand es in den Muskeln von Pecten irradians; Hoppe-Seyler, Krukenberg, O. Nasse, B. Kirch und ich in den Muskeln von Crustaceen; Schwalbe in der Marksubstanz der Blutegelmuskeln.

Ich habe die Muskeln des Regenwurms und die der Gastropoden untersucht und folgendes gefunden.

Regenwürmer, die hier im Institut zur Fütterung der Fische etc. dienen und gewöhnlich mehrere Tage ohne Nahrung in einem feuchten Glase gehalten werden, wurden in absolutem Alkohol gehärtet und dann mikrochemisch untersucht; ich fand aber bei diesen Thieren kein Glycogen in der Muskulatur der äussern Körperhülle. Darauf fahndete ich auf besser genährte Thiere, wartete eine Regenzeit ab, liess am dritten Regentage (8. April 1885) im Garten Regenwürmer aus fetter Gartenerde ausgraben und brachte mehrere in Stücke zerschnittene grosse und kleine Exemplare sofort in absoluten Alkohol. Nach der Härtung wurden Quer- und Längsschnitte in Ehrlich's Jodgummi untersucht. Auch bei diesen frisch gefangenen Thieren ergaben sich Unterschiede je nach dem Ernährungszustande. Die Körpermuskulatur solcher Würmer, deren Darm fast leer war, zeigte sich glycogenfrei, während solche mit gefülltem, erdehaltigem Darm Glycogen in der Muskular aufwiesen. Das Glycogen war diffus in den Quer- und Längsmuskelbündeln

1) Brücke, Sitzungsberichte der Wiener Akademie LXIII. 2. Abth. 1871.

2) Krukenberg, Literaturangaben über die Verbreitung des Glycogens und anderer stärkeartiger Körper im Thierreiche. Vergl.-physiol. Studien an den Küsten der Adria. II. Abth. p. 60, 61.

verbreitet. Es hat nun Claude Bernard[1]) schon bewiesen, dass im Körper des Regenwurms in der That Glycogen enthalten ist; da es mir aber darauf ankam, ob speciell die Muskeln Glycogen enthielten, so habe ich noch folgenden Versuch gemacht. Die Körper zweier grosser Regenwürmer, die in absolutem Alkohol gehärtet waren und in deren Muskulatur ich mikrochemisch Glycogen nachgewiesen hatte, schnitt ich mit der Scheere der Länge nach auf und präparirte aus der Körperhülle den Darm und alle inneren Theile sorgfältig heraus, was sehr leicht gelingt. Die muskulöse Körperhülle habe ich dann mit destillirtem Wasser längere Zeit ausgekocht; das eingedampfte leicht gelblich gefärbte stark opalescirende Decoct liess ich erkalten und fällte aus demselben mit Salzsäure und Kaliumquecksilberjodid die Eiweisskörper etc. Der entstehende geringe Niederschlag wurde abfiltrirt und das Filtrat mit 96 % Alkohol versetzt, bis ein weisser flockiger Niederschlag entstand. Ich liess absetzen, filtrirte, wusch aus und erhielt eine kleine Menge eines weissen Pulvers. Eine kleine Probe davon in eine dünne, nur leicht braune Jodjodkaliumlösung gebracht umgab sich sofort mit einem tiefbraunen Hof und löste sich dann mit brauner Farbe. Der Rest des Niederschlages wird in destillirtem Wasser gelöst. In eine Probe der opalescirenden Lösung wird ein reines Jodsplitterchen (nach Külz) gebracht: die Flüssigkeit wird sofort braun und allmählich tiefbraun. Eine andere Probe wird mit Speichel versetzt und steht 5 Stunden bei Zimmertemperatur; sie liefert dann Trommer'sche Zuckerreaction; dieselbe Reaction erhielt ich von einer kleinen Menge der Lösung, die einige Zeit mit verdünnter Schwefelsäure gekocht wurde. Es kann also keinem Zweifel unterliegen, dass die mikrochemische Methode auch hier zuverlässig ist: die Muskulatur des Regenwurmes enthält echtes Glycogen.

Es ist eine missliche Sache, das Glycogen, was man nach Brücke's Methode erhalten hat, abschätzen zu wollen, wenn man es nicht wägen will (vgl. Külz, Pflüger's Archiv. Bd. 24 p. 5). Immerhin nehme ich keinen Anstand zu sagen, dass die Menge Glycogen, die ich aus der Muskulatur des Regenwurmes erhielt, verhältnissmässig gross war.

Da wir einmal bei den Würmern sind, so mag hier noch

---

1) Claude Bernard, Leçons sur le phénomènes etc. Bd. II. p. 115.

bemerkt werden, dass ich auch in der muskulösen Körperhülle von Nematoden Glycogen gefunden habe. Es waren das Darmtrichinen des Kaninchens und kleine Nematoden (Angiostomum Lim. Dies.) in den grösseren Gefässen von Arion empiricorum.

Was nun die Muskulatur[1]) der Gastropoden anbetrifft, so macht sich auch hier das allgemeine Gesetz geltend, dass der Glycogengehalt im umgekehrten Verhältniss zur Thätigkeit des Muskels steht. Verhältnissmässig wenig thätig sind die Muskulatur des Schlundkopfes, des Musculus columellaris, die Muskelfasern im Darm, in den Ausführungsgängen der Leber u. s. w. Diese Muskeln habe ich bei gut genährten Thieren stets glycogenhaltig gefunden. Eine stärkere Thätigkeit müssen wir wohl der Fussmuskulatur zuschreiben und hier walten nun eigenthümliche Verhältnisse ob. Die Muskelfasern dieses Organs, die sich nach allen Richtungen des Raumes durchkreuzen und verzweigen, sind selten so glycogenreich, dass die mikrochemische Untersuchung mit voller Sicherheit das Glycogen nachweisen könnte. Nur bei Thieren, die längere Zeit mit Brot gefüttert waren und dann 12—20 Stunden in träger Ruhe verharrten, fand ich die Muskelröhren selber mit Glycogen durchtränkt; bei anderen Thieren der Gattungen Helix, Limax und Arion zeigten die Muskeln selber nach Jodbehandlung nur einen eigenthümlichen orangebraunen Farbenton, der auf einen geringen Glycogengehalt hinweist. Da nun aber der Fuss gut genährter Thiere sehr glycogenreich ist — ich fand bei Helix pomatia nach 5tägiger Brotfütterung 3,29 $^0/_0$ Glycogen! —, so fragt es sich, wo denn diese ungewöhnlich grosse Glycogenmenge sitzt. Die Antwort ergibt sich leicht aus der mikrochemischen Untersuchung des Organs. Fertigt man Querschnitte eines in absol. Alkohol gehärteten Fusses an, und untersucht sie in Jodlösungen, so erstaunt man immer wieder über das Bild, was sich unter dem Mikroskop darbietet. Zwischen dem Gewirre der Muskelbalken erblickt man grössere und kleinere Glycogenklümpchen oder -kugeln in ungeheurer Menge, die frei zwischen den Muskeln zu liegen scheinen. Wendet man aber stärkere Vergrösserungen an, so sieht man an Jodgummi-, besser aber noch an Jodglycerinpräparaten, dass das Glycogen nicht frei, sondern überall in Zel-

1) Man vgl. dazu u. A. Schwalbe, Ueber den feineren Bau der Muskelfasern wirbelloser Thiere. Arch. f. mikr. Anat. p. 237 ff.

len liegt und diese Zellen sind die uns bekannten Bindegewebszellen (Plasmazellen und Bindesubstanzzellen Brock's). Wem noch Zweifel bleiben, der fertige ein Jodglycerinpräparat an und warte bis sich das Glycogen gelöst hat, was unter dem Deckglase in 24 Stunden vollendet zu sein pflegt. Man sieht dann deutlich zwischen den Muskelbalken die zahlreichen Bindegewebszellen liegen, die vorher mit Glycogen erfüllt waren. Die periphere Zellschicht erscheint dann gelb, ebenso der Kern mit dem ihn umgebenden Protoplasma; in manchen Zellen ist die gelbgefärbte Trägersubstanz (Ehrlich) noch zurückgeblieben. Die Beobachtungen Ehrlich's[1]) finden hier eine glänzende Bestätigung: die contractilen Muskelfasern selber enthalten nur wenig Glycogen, die zwischen ihnen liegenden Bindegewebszellen aber stapeln dasselbe in ungeheurer Menge auf. Von diesen Lagerplätzen aus werden nun höchst wahrscheinlich die Muskelbalken versorgt und sie verbrauchen das Glycogen während ihrer Arbeit; denn es verschwindet allmählich beim Hungern und zwar um so schneller, je mehr sich die Thiere bewegen.

Endlich haben wir bei den Schnecken noch Muskeln, deren Thätigkeit von den Thieren am meisten in Anspruch genommen wird. Das sind die Retractoren der Fühler. In denselben habe ich niemals Glycogen nachweisen können; durch Jodlösungen färbten sie sich lediglich gelb. Nur die wenigen sie umgebenden Bindegewebszellen enthalten auch hier grössere Mengen von Glycogen.

Ein Vergleich der mitgetheilten Thatsachen ergibt also auch für die Muskulatur der Gastropoden die Gültigkeit des O. Nasse'schen Gesetzes über die Beziehung des Glycogengehalts zur Thätigkeit der Muskeln.

3. Muskeln von Wirbelthierembryonen.

Vor Entwicklung der Muskelfasern fand Claude Bernard[2]) in den Muskeln kein Glycogen. Nach Entwicklung der histolo-

---

1) Ehrlich, a. a. O. p. 44: „Es dürfte wohl ein allgemeines Gesetz sein, dass in allen einer Bewegung fähigen Elementen das Glycogen oder analoge Reservestoffe nicht in, sondern um das specifisch Contractile gelagert sind."

2) Claude Bernard, De la matière glycogène etc. Journal de la physiol. 1859. p. 333 ff.

gischen Elemente aber bei grösseren Embryonen fand er es in der Muskelfaser als „une substance grenue intercalée.“ Zeigt die vollständig fertige Muskelfaser schon deutliche Streifung, so findet man in ihr das Glycogen „à l'état d'infiltration“. Er fand es ferner in den glatten Muskelfasern des Herzens und der Eingeweide während der Entwickelung. Ueberhaupt enthalten die Muskelfasern während des ganzen intrauterinen Lebens Glycogen und es schwindet erst nach der Geburt sehr schnell durch den Einfluss der Athmung und Bewegung. v. Wittich[1]) fand in der Muskulatur eines frischen 5—6 Monate alten menschlichen Foetus 0,6% Glycogen.

Ich habe grössere Embryonen vom Schaf, Kaninchen, Meerschweinchen, Reh und Forellen vor Resorption der Dotterblase mikrochemisch untersucht und die Muskeln stets glycogenreich gefunden. In allen von mir untersuchten Fällen waren die Muskelfasern mit Glycogen imprägnirt.

Eigenthümlich fand ich das Verhalten des Glycogens in der Herzmuskulatur eines kleinen Kaninchenembryo aus der 1.—2. Woche. In einem Schnitte aus der Herzspitze zeigte sich in den Muskelfasern leichte Querstreifung, die Fasern selber waren mit wenig Glycogen infiltrirt. Zwischen den Muskelfasern aber zeigten sich kleine helle Zellen, die mit Glycogen erfüllt waren; es findet sich also hier vorübergehend ein Sachverhältniss, was bei den Gastropoden dauernd ist.

III. Nervensystem.

1. Nervöse Elemente der Wirbelthiere.

Ueber das Vorkommen von Glycogen im normalen Gehirn und den Nerven von Wirbelthieren liegt, so viel mir bekannt ist, nur die Angabe von Pavy vor, der es im Gehirn fand. (Siehe Centralblatt für die med. Wissensch. 1882. p. 101.) Grohe[2]) fand Glycogen im Gehirn eines Diabetikers.

Ich selber habe das Gehirn gut genährter Kaninchen, deren Leber sehr glycogenreich war, auf Glycogen untersucht, aber nichts

1) von Wittich in Hermann's Handbuch p. 368.

2) Citirt bei Gorup-Besanez, Lehrbuch der physiol. Chemie. 1878. p. 218.

gefunden; auch die grössern Nerven, die ich untersuchte, waren glycogenfrei. Gehirn, Rückenmark und Nerven der von mir untersuchten Meerschweinchen und Winterfrösche enthielten kein Glycogen. Auch Paschutin (a. a. O. p. 642) fand im Gehirn des Hundes niemals Glycogen.

2. Nervensystem der Wirbellosen.

Ich habe Limax variegatus und Helix pomatia nach 3-, bezw. 5tägiger Brotfütterung untersucht und folgendes gefunden.

Die Schlundganglien und grössern Nervenstämme[1]) der Thiere wurden möglichst schnell präparirt und in absoluten Alkohol gebracht. Schnitte dieser Präparate wurden in Jodgummi und Jodglycerin untersucht und ergaben, dass die meisten Ganglienzellen ganz glycogenfrei waren, dass aber einzelne deutliche Spuren von Glycogen enthalten, diffus an einer Seite des Protoplasma sich hinziehend; der Kern ist hier wie in allen Zellen stets glycogenfrei. Die Gesammtheit der eigentlichen Ganglienzellen, in deren Mitte die stets glycogenfreie Leydig'sche „Punctsubstanz“[2]) liegt, ist nun umgeben von einer streifigen Substanz, die sich in die Commissuren fortsetzt. Sie besteht zum Theil aus Neurilemm, zum Theil aus Nervenfasern; zerstreut findet man einzelne Bindesubstanzzellen und Muskelfasern[3]). Diese streifige Masse ist nun ganz von Glycogen durchsetzt, welches meist in feinen Zügen, oft in grösseren Massen, zuweilen auch punktförmig auftritt und, wie es scheint, immer dem bindegewebigen Neurilemm folgt, während die eigentlichen Nervenfasern frei von Glycogen sind. Die Bindesubstanzzellen sind auch hier mit Glycogen vollgepfropft.

Was die grösseren Nervenstämme anbetrifft, so sind sie nach aussen zunächst von dem primären[4]) Neurilemm (primäres

---

1) Ueber den feineren Bau dieser Organe geben die Untersuchungen von Leydig, Walter, Buchholz, Waldeyer, Schwalbe, Boll, Solbrig, H. Schultze u. A. Auskunft. Die Literatur findet man bei H. Schultze im Archiv f. mikrosk. Anatomie. 1879. p. 57 ff. Sehr schöne Zeichnungen der Ganglienkugeln aus dem Gehirn von Limax cinereus gibt Leydig in den „Untersuchungon zur Anatomie und Histologie der Thiere“. Bonn 1883. Tafel VII, Fig. 73, 74.

2) Leydig, Archiv für mikroskopische Anatomie. 1. Bd. p. 48 (Zur Anatomie und Physiologie der Lungenschnecken).

3) Leydig, l. c. p. 51 und Archiv f. mikr. Anat. VII. Bd. p. 207.

4) Leydig, Archiv f. mikr. Anatomie. I. Bd. p. 51.

Neurilemmarohr, Hermann)[1]) umgeben, welches nach innen zu Septa[2]) bildet (secundäres Neurilemm, Leydig; Secundärscheiden, Hermann). Dieses secundäre Neurilemm umhüllt nun die eigentlichen Nervenfasern, die wieder aus einer Anzahl feiner Fibrillen bestehen und deshalb von Waldeyer[3]) als „Axenfibrillenbündel" definirt wurden. Untersucht man nun Querschnitte von grösseren Nerven reichlich genährter Thiere in Jodlösungen, so zeigen sich vor allen Dingen die ganz aussen liegenden „Plasmazellen" des primären Neurilemms ganz mit Glycogen erfüllt. Dann findet man es in den Faserzügen des primären und hier und da auch des secundären Neurilemms, während die Nervenfasern ganz frei davon bleiben.

Fassen wir das Gesagte zusammen, so ergibt sich, dass die eigentlich thätigen nervösen Elemente nur unbedeutende Spuren von Glycogen aufweisen, dass aber die bindegewebigen Hüllen auch hier die Vorrathskammern spielen, in denen die Aufspeicherung erfolgt.

3. Nervöse Elemente von Wirbethierembryonen.

Claude Bernard[4]) konnte in keiner Entwicklungsepoche Glycogen in den nervösen Geweben nachweisen. „J'ai traité, soit par la coction, soit par divers autres moyens précédement indiqués, le cerveau, la moelle épinière . . . . chez des foetus d'homme, de veau, de mouton, de lapin, et à aucun âge je n'ai pu y constater la moindre trace de matière glycogène." Ich kann diese Angaben lediglich bestätigen. Gehirn und Rückenmark der von mir untersuchten Embryonen vom Schaf, Reh, Meerschweinchen, Kaninchen, der Forelle und des Frosches waren glycogenfrei.

---

1) Hermann, Centralnervensystem vom Hirudo medic. München 1875. Citirt bei H. Schultze l. c. p. 64.

2) Vergl. H. Schultze l. c. p. 79: „Das Lumen des Nervenstammes ist durch ziemlich regelmässige Septa, die vom primären Neurilemm ausgehen, in eine Anzahl Fächer abgetheilt."

3) Waldeyer, Untersuchungen über den Ursprung und den Verlauf des Axencylinders bei Wirbellosen und Wirbelthieren etc. Zeitschrift für rat. Medicin. 20. Bd. 1863. (p. 208).

4) Claude Bernard, De la matière glycogène etc. p. 332.

B. Glycogen in den Bindesubstanzen.

I. Bindesubstanzen der Wirbelthiere.

1. Knorpel.

Ueber das Vorkommen des Glycogens in den Knorpeln erwachsener Thiere liegen mehrere Angaben vor, während es nur von Paschutin (a. a. O. p. 642) im eigentlichen Knochen gefunden wurde. Schon Ranvier[1]) theilte mit, dass die Zellen eines Hyalinknorpels sich durch eine Jodlösung „en brun foncé" färben, während die Grundsubstanz und die Kapseln „n'ont qu'une teinte légère". Später[2]) schrieb er diese Reaction der Anwesenheit von Glycogen zu. Neumann[3]) widmete der „Jodreaction der Knorpel- und Chordazellen" eine besondere Untersuchung, deren Resultat war, dass diese Zellen in der That Glycogen enthalten. Es gelang Jaffe[4]), das Glycogen aus der Chorda dorsalis von Petromyzon darzustellen; dasselbe zeigte alle Eigenschaften des echten Glycogens. Aus den Knorpeln erhielt er kein Glycogen, obgleich die Zellen derselben die Jodreaction deutlich zeigten (p. 58, 59).

Ich selber habe bei einer grossen Zahl von Kaninchen, bei Meerschweinchen und Fröschen die Knorpel untersucht. In allen Gelenkknorpeln, Ohrknorpeln, Rippenknorpeln, Trachealknorpeln, in den knorpeligen Enden der Knochen (Scapula, Processus xiphoides etc.) und den Knorpeln des Kehlkopfes bei Kaninchen fand sich Glycogen. Diese Diagnose habe ich aus folgenden Gründen gestellt: 1) Die in den Knorpelzellen enthaltene zu bestimmende Substanz färbt sich durch Jodlösungen intensiv rothbraun bis tiefbraun. 2) Sie ist unlöslich in absolutem Alkohol, so dass an Präparaten, die in diesem Reagenz aufbewahrt werden, die Jodreaction unter dem Mikroskop jeden Augenblick angestellt werden kann. 3) Sie ist löslich in Wasser und Glycerin, deshalb auch in Lugol'scher Lösung und Jodglycerin. Bringt man also Schnitte eines Knorpels in letztere beiden Lösungen, so tritt zuerst die

---

1) Ranvier, De quelques points relatifs à la préparation et aux propriétés des cellules de cartilage. Journale de la physiologie. 1863. p. 574 ff. (p. 575).

2) Ranvier, Technisches Lehrbuch der Histologie. Uebersetzt von Nicati und v. Wyss. 1877. p. 258, 263.

3) Neumann im Archiv f. mikr. Anat. 14. Bd. p. 54 ff.

4) Siehe bei Neumann l. c. p. 58, 59.

Glycogenreaction auf, verschwindet aber allmählich mit Auflösung des Jodglycogens. Da im Laufe der Zeit auch das Jod allmählich aus solchen Präparaten (Jodglycerin) verdunstet, so bleibt zuletzt der blass gefärbte Knorpel in farblosem Glycerin zurück. 4) Sie findet sich nur in den Knorpeln mässig gut und gut genährter Thiere, verschwindet aber durch längeres Hungern. Letztere Thatsache habe ich an zwei Kaninchen festgestellt, von denen das eine 6, das andere 7½ Tage gehungert hatte. Bei ersterem Thiere fand ich noch Glycogen in den Knorpeln am Brustbein und den falschen Rippen, kein Glycogen in den Ohrknorpeln. Bei dem zweiten Thiere waren die Zellen der Ohrknorpel, Gelenk-, Rippen- und Trachealknorpel glycogenfrei, aber selbst nach so langem Hungern fand sich noch Glycogen in den Zellen des Knorpels am Processus xiphoides.

Ich habe mir dann viele Mühe gegeben, das Glycogen aus den Knorpeln des Kaninchens und des Kalbes [1]) darzustellen (siehe weiter unten), aber so wenig Erfolg gehabt, wie Jaffe. (Dagegen gelang Paschutin die Darstellung. A. a. O. p. 692. Vgl. oben p. 286.) Die Ursachen suche ich in der ohne Zweifel nur sehr geringen Menge des vorhandenen Glycogens, in der ausserordentlichen Festigkeit des Gewebes und dem sich nachher beim Kochen bildenden Leim, der wahrscheinlich das Glycogen mechanisch umhüllt und die spätere Gewinnung vereitelt. Dass die Extraction [2]) des Knorpelgewebes sehr schwierig ist, erfuhr ich noch auf andere Weise.

---

1) Es waren meist Rippenknorpel, die ich mir gleich nach dem Schlachten der Thiere verschaffte. Da aber die Kälber vor dem Schlachten, wie es scheint, nur mässig genährt wurden, so waren die Knorpelzellen glycogenfrei oder enthielten nur Spuren von Glycogen.

2) A. Budge hat freilich nachgewiesen, dass eine Communication zwischen Lymphgefässen mit Knorpelkapseln existirt, sagt aber selber, dass es unendlich feine Canälchen sind, die den Säftestrom vermitteln. (Die Saftbahnen im hyalinen Knorpel. Archiv f. mikrosk. Anatomie. p. 65 ff. (p. 72.) C. Hasse (Pflüger's Archiv 33. Bd. p. 58) gibt an, dass die „Imbibitionsfähigkeit" der Knorpelgrundsubstanz die schnelle und ausgiebige Ernährung des Knorpels sichere und dass das Herausdringen der Nährflüssigkeit durch Safträume des Perichondriums, welches direct oder indirect mit Muskeln im Zusammenhang steht, befördert werde. — Jedenfalls kann man voraussetzen, dass die Durchspülung im Knorpel langsamer geschieht, als in andern lockerern Geweben; dafür liefert meine oben mitgetheilte Erfahrung einen Beweis.

Knorpel vom Kalb, Kaninchen und Meerschweinchen schnitt ich mit dem Skalpell in dünne Scheiben und brachte sie in Glycerin. Nach 4 Monaten habe ich diese Scheiben auf Glycogen geprüft und dasselbe noch überall in den etwas tieferen Schichten der Knorpelscheiben gefunden. Aus mikroskopischen Schnitten wird es viel schneller extrahirt, weil hier natürlich das Reagenz überall leichter eindringen kann und meistens auch die Knorpelkapseln angeschnitten werden.

Im embryonalen Knorpel wurde das Glycogen schon von Rouget[1]) und etwas später auch von Mac Donnel[2]) nachgewiesen, während Claude Bernard[3]) auffallenderweise das Glycogen weder im Knorpel noch im werdenden Knochen des Foetus vom Menschen, vom Kalb, vom Schaf und Kaninchen gefunden hat. Claude Bernard spricht hier allerdings nicht davon, dass er mikrochemisch untersucht hat, was er sonst immer hervorhebt; vielleicht liegt es daran, dass er das Glycogen nicht fand. In der That kann es keinem Zweifel unterliegen, dass Glycogen im Knorpel und auch in den sich entwickelnden Knochen vorkommt.

So fand ich bei einem Schafembryo Glycogen im Gelenkknorpel der Tibia und Fibula; bei einem Kaninchenembryo in den Brustbeinknorpeln, bei einem Rehembryo im Köpfchen der Tibia, an der Knorpel- und Knochengrenze des obern Randes der Scapula und im sich bildenden Unterkiefer; frei von Glycogen war hier aber die eigentliche, später knöcherne Masse der Tibia und der Kopf des Femur[4]). Als ich einen andern Rehembryo derselben

---

1) Rouget, Des substances amyloides; de leur rôle dans la constitution des tissus des animaux. Journal de la physiologie. T. 3. 1859. p. 308 (p. 319). Die „substance amyloide“ ist hier wie später bei Mac Donnel das Glycogen.

2) Mac Donnel, Recherches sur la substance amyloïde de quelques tissus du foetus etc. Journal de la physiol. T. 6. 1863. p. 554 ff. (p. 556).

3) Claude Bernard, De la matière glycogène etc. l. c. p. 332.

4) Nach Vollendung dieses Aufsatzes kam mir eine Arbeit von Marchand (Ueber eine Geschwulst etc., nebst Bemerkungen über das Glycogen in einigen foetalen Geweben. Virchow's Archiv. 100. Bd. 1885. p. 42 ff.) zu Gesicht, aus welcher ich ersehe, dass derselbe zu gleichen Ergebnissen gekommen ist. Marchand fand das Glycogen in der Nähe der Gelenkflächen spärlich, in der Nähe der Verknöcherungsgrenze sehr reichlich (p. 56). Die Angaben Marchand's über das Vorkommen des Gly-

Tracht einige Zeit ganz in Lugol'sche Lösung getaucht hatte, erschienen sehr auffallend auch die sich bildenden Ohren, Augenlider, die Gaumenränder und der Schwanz tiefdunkelbraun, und die mikrochemische Untersuchung bestätigte die Anwesenheit des Glycogens in diesen Geweben. Mac Donnel hat das Glycogen in den Füssen eines Kalbsembryo quantitativ bestimmt, indem er die Substanz der Füsse bei 212° Fahr. trocknete und dann extrahirte; er fand „1 grain $^{3}/_{10}$ de substance amyloïde de 7 grains de cette matière cornée" (p. 557). Dabei ist allerdings zu berücksichtigen, dass diese Bestimmung nach einer jedenfalls unvollkommenen Methode gemacht wurde.

2. Blutgefässe, Blutgefässdrüsen und Blut.

In der Wand der Arterien und Venen vom Kaninchen und Meerschweinchen, deren Leber und Muskeln zum Theil stark glycogenhaltig waren, habe ich niemals Glycogen gefunden. Dasselbe gilt von der Milz und den Lymphdrüsen; die Milz vieler Winterfrösche, die zum Theil nach vorhergegangener Fleischfütterung zur Untersuchung kamen, war stets glycogenfrei. Auch die Lymphdrüsen von Embryonen enthalten nach Claude Bernard[1]) kein Glycogen.

Abeles[2]) dagegen fand Glycogen in der Milz von Hunden nach dreitägiger Brotfütterung. Auch Brücke[3]) stellte Glycogen aus der Milz dar, ist aber der Ansicht, dass es aus den Muskelfasern ihrer Gefässe stammt. Paschutin (a. a. O. p. 692) fand ebenfalls Glycogen in der Milz (bei Hunden); er hebt aber hervor, dass es nur Spuren waren. Dagegen vermisste Ehrlich[4]) das Glycogen in Milz und Lymphdrüsen.

Was das Blut anbetrifft, so sind die Ansichten der Forscher darüber sehr verschieden. O. Nasse[5]) sagt: „Glycogen kann sich seiner chemischen und physikalischen Eigenschaften wegen

---

cogens in den foetalen Geweben und die Art seiner Ablagerung kann ich nur bestätigen.

1) Claude Bernard, De la matière glycogène etc. a. a. O. p. 335.

2) Abeles, Centralblatt für die med. Wissensch. 1876. p. 84.

3) Brücke, Sitzungsberichte der Wiener Akademie. 63. Bd. II. Abth. 1871. (p. 221, 222).

4) Ehrlich a. a. O. p. 39.

5) O. Nasse, Pflüger's Archiv. 2. Bd. p. 113.

ebensowenig wie Dextrin jemals im Blute finden." Die Aeusserung Hoppe-Seyler's[1]): „Im Chylus wie im Blut ist so gut wie gar kein Glycogen aufzufinden" — muss wohl so gedeutet werden, dass Spuren von Glycogen doch wohl darin vorkommen. Boehm und Hoffmann[2]) erwähnen in ihren sehr gründlichen Untersuchungen über den Kohlehydratstoffwechsel nichts von einem etwaigen Glycogengehalt des Blutes; das Kohlehydrat des Blutes ist bei ihnen lediglich Zucker. Auch die vielen andern Forscher, die das Blut speciell auf seinen Zuckergehalt untersucht haben (Bernard, Pavy, Abeles, von Mering, Tieffenbach, Bleile, Seegen[3]) u. s. w.) erwähnen nichts von einem etwaigen Glycogengehalt, den sie doch hätten berücksichtigen müssen. J. G. Otto[4]) fand im Blut ausser dem Zucker noch eine gährungsunfähige reducirende Substanz in minimaler Menge, spricht aber auch nicht von Glycogen. Brücke[5]) spricht sich dafür aus, dass das Blut einen geringen Gehalt von Glycogen oder Dextrin führe. Sanson[6]) erklärte das Glycogen als normalen Bestandtheil des Blutes der Herbivoren. Ebenso wird das Vorkommen von Glycogen im Blut von Salomon[7]), Frerichs[8]) und Ehrlich[9]) ganz bestimmt behauptet. Ehrlich sagt: „Nur ab und zu sieht man in vereinzelten weissen Blutkörperchen . . . . einen leicht bräunlichen Farbenton auftreten, der auf einen geringen Glycogengehalt hindeutet" (p. 40). „Nicht gerade selten trifft man

---

1) Hoppe-Seyler, Ueber den Ort der Zersetzung von Eiweiss- und anderen Nährstoffen etc. Pflüger's Archiv. 7. Bd. p. 440. Hoppe-Seyler fand das Glycogen in den weissen Blutkörperchen (p. 408).

2) Boehm und Hoffmann, Beiträge zur Kenntniss des Kohlehydratstoffwechsels. Arch. f. exp. Path. und Therapie. Bd. VIII. p. 271 ff.

3) S. die Literaturangaben bei Seegen, Pflüger's Archiv. Bd. 34. p. 388 ff.

4) Pflüger's Archiv. 35. Bd. 1885. p. 467 ff. (p. 472).

5) Brücke a. a. O. p. 221.

6) Sanson, Sur l'existence de la matière glycogène dans tous les organes des herbivores etc. Journal de la physiol. 1859. p. 104 ff. (p. 106). Er bezeichnet das Glycogen an dieser Stelle als Dextrin.

7) Salomon, Vorträge in der Deutschen medic. Wochenschrift. 1877. Nr. 8 und 35. Derselbe „glaubt den Sitz des Glycogens mit grosser Wahrscheinlichkeit in die weissen Blutkörperchen verlegen zu dürfen."

8) Frerich's, Ueber den Diabetes. Berlin 1884. p. 6 und 7.

9) Ehrlich a. a. p. 40.

dagegen im Blute kleine, bald rundliche, bald oblonge, intensiv gefärbte Glycogentröpfchen" (p. 40). Um ein eigenes Urtheil in dieser Sache zu haben, habe ich einige Versuche angestellt, über die ich hier berichte.

I. Versuch. 21./12. 84. Ein ausgewachsenes gut genährtes Kaninchen bekam eine reichliche Menge Schwarzbrot zu fressen und wurde nach 12 Stunden in der Weise getödtet, dass ihm über einer Porcellanschale mit siedendem Wasser der Hals durchschnitten wurde, so dass das Blut sofort in das Wasser strömte. Die geronnene Masse wurde längere Zeit ausgekocht und das Decoct nach der Brücke'schen Methode weiter auf Glycogen behandelt; ich fand keine Spur von Glycogen.

II. Versuch. 16./12. 84. Ein kräftiges gut genährtes Kaninchen wurde 24 Stunden lang mit Schwarzbrot gefüttert und dann in derselben Weise, die ich oben beschrieben habe, getödtet. Das Blut war glycogenfrei.

III. Versuch. 18./12. 84. Ein grosses, gutgenährtes Meerschweinchen wurde ohne weitere Vorbereitung aus dem Stalle geholt und in der oben beschriebenen Weise getödtet. Im Blut fand ich kein Glycogen.

Ich habe dann ferner das Blut von Fröschen in verschiedenen Stadien der Ernährung mikrochemisch untersucht, aber weder im Plasma, noch in den Blutkörperchen Glycogen gefunden. Dagegen habe ich es wie Hoppe-Seyler[1]) und Ehrlich[2]) leicht nachweisen können in weissen, ausgewanderten Blut-, d. h. also Eiterkörperchen, während ich es in normalen weissen Blutkörperchen ganz frischer Blutproben aus meiner Hand nicht mit Sicherheit constatiren konnte. Da aber im normalen Blut überhaupt wenig weisse Blutkörperchen vorhanden und nicht einmal alle ausgewanderten Leukocyten glycogenhaltig sind, so können auch einem sorgsamen Untersucher recht wohl glycogenhaltige Leukocyten des normalen Blutes entgehen. Ich zweifle deshalb nicht im geringsten an den Angaben Salomon's und Ehrlich's, dass im Blut Spuren von Glycogen vorkommen und dass die weissen Blutkörperchen die Träger desselben sind. Dass die Darstellung des Glyco-

---

1) Hoppe-Seyler wies nach, dass Rindslinsen nach mehrtägigem Verweilen in der Bauchhöhle eines Hundes einen Gehalt an Glycogen aufweisen, welcher auf die mittlerweile in das Linsenparenchym eingedrungenen Lymphzellen bezogen werden muss. Medic.-chem. Untersuchungen. 4. Heft. Ueber die chemische Zusammensetzung des Eiters. p. 486 ff. (p. 494. 495).

2) Ehrlich a. a. O. p. 40, 41.

gens aus dem Blute nicht gelingt, macht mich nicht irre, weil ich die Ueberzeugung habe, dass einem selbst nach der besten (Brücke'schen) Methode und bei sorgfältiger Arbeit Spuren von Glycogen entgehen können.

II. Bindesubstanz der Wirbellosen.

Zahlreiche chemische Untersuchungen von J. Müller, Schlossberger, Max Schultze, Hoppe-Seyler, Forster, Krukenberg u. A. haben festgestellt, dass die Bindesubstanz der Wirbellosen nicht ohne weiteres mit dem Bindegewebe der Wirbelthiere identificirt werden darf; letzteres gibt echten Leim, ersteres nicht. Die Histologen, z. B. Leydig[1]), Flemming[2]), Kollmann[3]), Brock[4]) unterscheiden deshalb die „Bindesubstanz" der Wirbellosen vom „Bindegewebe" der Wirbelthiere. Andererseits dürfte wohl feststehen, dass beide Gewebe morphologisch wie physiologisch übereinstimmen.

Wir haben hier wie dort Fibrillen, verschiedene Arten von Zellen u. s. w., hier wie dort dient es als Stützsubstanz, als Füllung, als Hülle der Organe u. s. w.

Das Verhalten der Bindesubstanz bei den Avertebraten dem Glycogen gegenüber ist meines Wissens noch von Niemandem geprüft worden. Ich kann darüber also nur meine Beobachtungen an Gastropoden mittheilen. Um aber nicht Dinge, die ich anderwärts gesagt habe oder noch sagen werde, wiederholen zu müssen, bemerke ich nur ganz kurz, dass die verschiedenen Formen der Bindesubstanz: Die Fibrillen, die Bindesubstanz- und die Plasmazellen (Brock) sämmtlich in ganz hervorragender Weise Träger und Stapelplätze des Glycogens sind. Mag die Bindesubstanz auftreten als interstitielles Gewebe in den Drüsen, als Neurilemm, als Adventitia der Gefässe, als Serosa der

1) Leydig, Ueber Paludina etc. p. 151. Lehrbuch der Histologie p. 330 u. andere Stellen.

2) Flemming, Ueber Bindesubstanzen und Gefässwandung bei Mollusken. Habilitationsschrift. Rostock 1861. Ferner: Archiv f. mikr. Anat. Bd. XII. p. 391 ff. und Bd. XIII. p. 818 ff.

3) Kollmann, Die Bindesubstanz der Acephalen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIII. p. 558 ff.

4) Brock, Untersuchungen über die interstitiellen Bindesubstanzen der Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool. 39. Bd. 1883. p. 1 ff.

Drüsen, als Füllung in der Submucosa des Darmes, zwischen den Muskelbalken des Fusses u. s. w., überall ist sie für die Aufhäufung des Glycogens bevorzugt. Dies ist um so bemerkenswerther, als das Bindegewebe der Vertebraten nur in geringem Masse Glycogen beherbergt.

Was das Blut der Gastropoden anbetrifft, so habe ich nach der Brücke'schen Methode vergeblich versucht, Glycogen aus demselben darzustellen. Es scheint aber, dass auch hier die (weissen) Blutkörperchen minimale Quantitäten Glycogen beherbergen, wie es Hoppe-Seyler[1]) auch von denselben Elementen im Blute der Crustaceen annimmt.

C. Glycogen in den Epithelien.

I. Epithelien von Wirbelthieren und ihren Embryonen.

1. Geschichtete Epithelien, Haut und Hautgebilde.

Schiele[2]) und Ehrlich berichten das Vorkommen von Glycogen in geschichteten Epithelien vom Menschen.

Rouget[3]) fand es nach der Geburt „dans les cellules épithéliales de l'enduit saburral de la langue, où je l'ai constatée chez de jeunes enfants, et surtout dans les cellules épithéliales de la surface de la muqueuse vaginale chez la femme adulte."

In der Haut der erwachsenen Thiere findet man das Glycogen nur in den Residuen des Hautmuskels, den Muskelfaserbündeln, die überall zerstreut vorkommen. Sehr merkwürdig aber ist es, dass sich um die Haarwurzel kräftig wachsender Haare fast immer Glycogen in beträchtlicher Menge anhäuft. Ich hatte Stücke der Haut von Kaninchen, deren Lebern glycogenreich waren, in absoluten Alkohol gebracht und untersuchte dieselben nachher mikrochemisch. Feine Schnitte in Jodlösungen untersucht, zeigten das Taf. XVI Fig. 7 dargestellte Bild: Die Grundsubstanz der Cutis, die hauptsächlich aus feinen elastischen Fasern besteht, erhält durch die Einwirkung des Jods nur einen kaum sichtbaren gelben Schimmer. In dieselbe sind Gruppen von Haaren eingelassen,

1) Hoppe-Seyler, Pflüger's Archiv. 14. Bd. p. 399.

2) Schiele, Centralbl. f. d. med. Wiss. 1880. p. 648. Ehrlich a. a. O. p. 39 u. 45.

3) Rouget a. a. O. p. 322.

deren Querschnitte sich etwas intensiver gelb färben, und unter diesen zeichnen sich dann einzelne Querschnitte auffallend derber Haare[1]) aus, die von einem braunen Ringe umgeben sind. Untersucht man nun sehr feine Querschnitte bei starker Vergrösserung, so erhält man von den oben bezeichneten derben Haaren das auf Tafel XVI Fig. 8 dargestellte Bild.

Man sieht, dass die Zellen[2]) der äussern Wurzelscheide die Trägerinnen des Glycogens sind. Die Zellen sind meist ganz mit Glycogen erfüllt, der Kern wie immer frei. Was ist nun morphologisch die äussere Wurzelscheide? Nichts anderes als die Fortsetzung der Schleimschicht (Rete Malpighi) der Epidermis. Hiernach könnte man die Sache so ansehen, als hätten wir hier Glycogen im geschichteten Epithel der Epidermis, was auch sonst noch vorkommt. Aber so einfach ist die Sachlage doch nicht. Die äussere Wurzelscheide enthält das Glycogen nur, wenn das von ihr umgebene Haar wächst. Das ist der Fall bei allen Haaren des Embryo und bei gewissen aus der gewöhnlichen Schaar der feinen Haare hervorragenden wachsenden[3]) starken Haaren des erwachsenen Geschöpfes. In den Haarbälgen von Embryonen hat schon Rouget[4]) Glycogen nachgewiesen; sein Befund wurde später von Mac Donnel[5]) be-

1) Diese Anordnung des Haarwuchses nennt Waldeyer (Atlas der menschlichen und thierischen Haare. Lahr 1884) die büschelförmige, im Gegensatz zur gleichmässigen. Ob beim Kaninchen der Haarwuchs überall und immer büschelförmig ist, kann ich nicht sagen. In zahlreichen Hautproben vom Rücken und Bauch vieler Thiere war er es.

2) Waldeyer unterscheidet an der äusseren Wurzelscheide drei Lagen von Zellen: 1) Die Binnenzellenschicht, 2) die Stachelzellenschicht, 3) die Cylinderzellenschicht. Dass diese Schichten in meiner Zeichnung nicht hervortreten, muss man der Art der Präparation zu Gute halten.

3) Diesen Befund habe ich an zahlreichen grauen ausgewachsenen Kaninchen während der Monate November und December 1884 gemacht; die Thiere hatten 6 Tage gehungert und waren nach verschieden langer Brotfütterung getödtet worden. Die von mir oben hervorgehobene Thatsache lässt sich nicht einfach an Querschnitten feststellen, da die starken Haare gewöhnlich etwas tiefer wurzeln; Reihen von Querschnitten aber und Längsschnitte liefern den Beweis für nie Richtigkeit meiner Angaben; nur selten führen auch die Haarbälge dünnerer Haare Glycogen; auch diese sind offenbar in kräftigem Wachsthum.

4) Rouget a. a. O. p. 320.

5) Mac Donnel a. a. O. p. 556.

stätigt. Die Gewebselemente, in denen das Glycogen abgelagert ist, haben beide nicht weiter zu bestimmen versucht. Macht man nun Schnitte durch die Haut eines Embryo, dessen Haare gerade in der Bildung begriffen sind, so bekommt man nach Zusatz einer Jodlösung bei der mikroskopischen Untersuchung einen sehr auffallenden Anblick. Schnitte, die senkrecht zur Längsachse der Haare geführt werden, zeigen die Haare umgeben von braunen Ringen, wie ich es oben beschrieben habe; Schnitte, die parallel der Längsachse fielen, zeigen dementsprechend die Haare umgeben von einer cylindrischen Hülle, die aber nicht bis zum untersten Ende der Haarwurzel reicht, sondern — in dem von mir untersuchten Stadium wenigstens — nur bis dahin, wo sich der Haarbalg zu einer Ampulle erweitert. Bei stärkerer Vergrösserung sieht man dann, dass hier auch genau die Grenze der äussern Wurzelscheide ist[1]). Dieselben Verhältnisse findet man an wachsenden Haaren erwachsener Thiere. Diese Sachlage ist nun deshalb von Interesse, weil die äussere Wurzelscheide dasjenige Gewebe ist, welches die Haarwurzel und das Haar bildet. „Fragt man nach den spezielleren Verhältnissen der Bildung dieser ersten Haare und ihrer Scheide," sagt Kölliker[2]), „so ist sicher, dass die ersten Anlagen derselben von der Schleimschicht der Oberhaut aus durch eine Wucherung derselben nach innen sich bilden." Ebenso bilden sich die Ersatz- oder secundären Haare dadurch, dass Haarzwiebel und äussere Wurzelscheide untrennbar vereint Fortsätze treiben, die als „Haaranlagen oder Haarkeime" (p. 787) anzusehen sind [3]).

---

1) Vgl. Biesiadecki a. a. O.: „Die äussere Wurzelscheide wird durch die Schleimschichte gebildet, welche sich continuirlich von der Hautoberfläche in die Haartasche fortsetzt, das Gewölbe jedoch derselben nicht erreicht, sondern meist in der Höhe der Papillenspitze, öfter aber auch über der letzteren endigt (Moleschott, Chapuis)." (p. 602).

2) Kölliker, Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. 2. Aufl. 1879. p. 782. Auch Waldeyer (a. a. O. p. 33) sieht in der kleinen Erhebung der ersten Haaranlage lediglich eine „Wucherung des Stratum Malpighii der Epidermis."

3) In gleicher Weise ist Waldeyer mit Unna der Ansicht, „dass mit dem Ableben des alten Haares die besondern Charactere der unten im Haarbalge befindlichen Zellen verloren gehen und dass man es mit indifferenten Epithelzellen zu thun habe (Waldeyer a. a. O. p. 38, Anmerkg.) Wenn

Die wichtige Thatsache, die aus den mitgetheilten Beobachtungen herzuleiten ist, besteht also darin, dass das Gewebe, welches das Haar bildet, Träger des Glycogens ist.

In einer analogen Beziehung, wie zur Bildung der Haare, steht das Glycogen auch zur Entwicklung der übrigen Hautgebilde. Rouget[1]) betont, dass alle „productions cornées de la peau, sont remplies de plasma amylacé." Zu demselben Ergebnisse kamen Claude Bernard[2]) und Mac Donnel[3]). Ich fand ebenso Glycogen in der Hufwurzel von Schaf- und Rehembryonen. Es mag noch hinzugefügt werden, dass auch die Linse von Forellenembryonen im späteren Stadium Glycogen enthält.

2. Cylinderepithelien.

Das Vorkommen geringer Mengen von Glycogen im Epithel der Harnkanälchen von Säugethieren, welches Ehrlich nachgewiesen hat, wurde schon erwähnt; derselbe Forscher fand es in der Retina des Frosches, ohne die Gewebselemente näher zu bezeichnen. Ausserordentlich grosse Mengen von Glycogen aber findet man im Cylinderepithel des Tractus intestinalis von Wirbelthierembryonen[4]). Bei Kaninchen- und Meerschweinchenembryonen fand ich dieses Gewebe so mit Glycogen erfüllt, dass nach Jodbehandlung der Schnitte von den Zellen selber kaum noch die Kerne zu sehen waren, alles andere strotzte von Glycogen. Es würde sich, wenn man das durch Zeichnung veranschaulichen wollte, nahezu dasselbe Bild ergeben, was ich vom Darm der Gastropodengattung Limax auf Tafel XVI Fig. 10 dargestellt habe. Dieser Befund ist um so bemerkenswerther, als das Darmepithel erwachsener Thiere in keinem Stadium der Verdauung

---

Heitzmann (Mikroskopische Morphologie. Wien 1883. p. 581 ff.) im Haar nur eine solide Verlängerung der hohlen inneren Wurzelscheide sieht, die nur von der letzteren allein erzeugt wird, so mache ich dagegen geltend, dass die innere Wurzelscheide, in der er wie alle anderen Autoren die Fortsetzung der Epidermis sieht, doch sicher ihrerseits erst von der äusseren Wurzelscheide (Rete Malpighi) gebildet wird.

1) Rouget a. a. O. p. 321.

2) Claude Bernard, De la matière glycogène etc. p. 327 ff.

3) Mac Donnel a. a. O. p. 566.

4) Auch dies fanden schon Rouget (a. a. O. p. 320) und Claude Bernard (a. a. O. p. 330 ff.).

nachweisbare Mengen von Glycogen beherbergt. — Auf den Glycogengehalt im Cylinderepithel der Drüsenausführungsgänge hat schon Claude Bernard[1]) aufmerksam gemacht.

II. Epithelien von Wirbellosen.

Von diesen habe ich die Cylinderepithelien des Darmes und der Drüsenausführungsgänge bei Gastropoden einer genaueren Untersuchung unterzogen. Im Darm von Limax variegatus fand ich nach 3tägiger Brotfütterung 1,60 % Glycogen. Da der Darm dieser Gattung, wie auch Leber und andere Organe verhältnissmässig arm an Bindesubstanz ist, so ergibt sich, dass fast die gesammte Glycogenmenge im Cylinderepithel abgelagert sein muss, was auch durch die mikrochemische Untersuchung bestätigt wird.

Wie der Darm, so verhalten sich auch die Ausführungsgänge der Leber. Bei Limax sind die Cylinderepithelzellen selber die hauptsächlichsten Träger des Glycogens, während bei Helix, Arion und Cyclostoma die reichlich vorhandene Bindesubstanz vorzugsweise zum Stapelplatz des Glycogens dient. In den grossen Ausführungsgängen der Helixleber liegt das Glycogen in dicken Klumpen in den zur Ausfüllung der Wellenberge dienenden Plasmazellen, während es im Epithel selber nur in Form eines feinen zierlichen Bogens erscheint. Bei starker Vergrösserung sieht man, dass in bestimmter Höhe der Zellen kleine Glycogenmengen eingelagert sind, deren Gesammtheit den Bogen bildet. Ein Blick auf Tafel XVII Fig. 16 erläutert diese Verhältnisse am schnellsten.

Anhang.

1. Glycogen in den Adnexen des Embryo.

Bekanntlich wies Claude Bernard das Glycogen in der Placenta und im Amnion[2]) der Säugethiere, sowie in der Vesicula umbilicalis[3]) des Vogelembryo[4]) nach. Langhans und

1) Claude Bernard, De la matière glycogène a. a. O. p. 331.

2) Claude Bernard, Sur une nouvelle function du placenta. Journal de la physiologie. 1859. p. 31 ff.

3) Claude Bernard, Leçons sur les phénomènes etc. Bd. 2. p. 60. Vgl. aber dazu die Bemerkung von Külz in Pflüger's Archiv Bd. 24 p. 61.

4) Claude Bernard behauptete auch, dass Glycogen in der Cica-

Godet[1]) beschreiben das Vorkommen des Glycogens in den Zellen der Decidua der Kaninchenplacenta. Ich habe die Placenta des Meerschweinchens und die des Kaninchens auf Glycogen untersucht. In der ersteren fand ich bei den mir vorliegenden Thieren wenig Glycogen; über meinen Befund in der letztern theile ich folgendes mit. Das Thier ist 1—2 Wochen alt; der mütterliche Theil der Placenta lässt sich vom foetalen nicht trennen. Schnitte des ersteren zeigen grosse Räume („Riesenzellen"), mit einer Menge ovaler Kerne versehen und ganz oder theilweise mit Glycogen erfüllt. Sehr oft findet man auch kleinere Zellen, ganz in derselben Weise mit Kernen und Glycogen versehen. An der Grenze zwischen foetalem und mütterlichem Theil der Placenta werden die „Riesenzellen" seltener. Die Zeichnung Tafel XVI Figur 6 wird diese eigenthümliche Ablagerung des Glycogens am schnellsten veranschaulichen.

2. Das Glycogen im Körper niederer Thiere.

Im Organismus vieler niedern Thiere haben manche Forscher Glycogen gefunden, ohne die Gewebselemente, die es tragen, näher anzugeben. Claude Bernard[2]) wies Glycogen nach in den fetten Austern, im Segel mobiler Austernlarven, in Fliegenlarven, deren Fettkörper fast ganz aus Glycogen besteht und deren sämmtliche Gewebe, ausser der Haut, beträchtliche Mengen dieser Substanz enthalten; in den Raupen vieler Insecten, in Regenwürmern, Bandwürmern und andern Entozoen.

Bizio[3]) fand Glycogen in Ostrea edulis, Cardium edule, Mytilus edulis, Solen siliqua, Pecten jacobaeus.

---

tricula des unbebrüteten Eies, sowie im Vogelembryo kurze Zeit nach Beginn der Bebrütung vorkäme. Letztere Angabe wurde von Külz (a. a. O. p. 64) bestätigt, erstere nicht.

1) Ich citire dies nach Marchand, Arch. f. path. Anat. und Physiol. 100. Bd. 1885 p. 56. Die Dissertation von Godet habe ich mir weder von der hiesigen Bibliothek, noch durch den Buchhandel verschaffen können. Der Titel ist bei Frerichs (Ueber den Diabetes. Berlin 1884. p. 7. Anm. 3), citirt: Recherches sur la structure du placenta du lapin. Dissertation inaugurale. Bern, 1877.

2) Claude Bernard, Leçons sur les phénomènes etc. 2. Bd. p. 108, 109; 113 ff. Vgl. auch die Zusammenstellung bei Krukenberg, Vergl.-physiol. Studien an den Küsten der Adria. II. Abth. 1880. p. 52.

3) Bizio, Sur l'existence du glycogène dans les animaux invertébrés.

Balbiani[1]) berichtet, dass die Embryonen der Arachniden Glycogen führen und Claude Bernard[2]) berichtet dasselbe ausser von Insecteneiern auch von Eiern der Mollusken, offenbar von solchen, in denen sich Embryonen entwickeln.

Krukenberg (Vgl.-physiol. Studien V. Abth. p. 38. Anmerk.) erhielt aus sog. Ameiseneiern viel Glycogen.

Picard (Gazette médicale de Paris 1874. p. 618) fand Glycogen in Echinodermen, Holothurien, Polypen und Schwämmen.

Foster wies Glycogen bei Ascaris lumbricoides nach (Proceedings of th. r. Soc. 1865. p. 543 ff.).

Krukenberg[3]) hat Schwämme (Suberites domuncula, Tethya Lyncureum etc.) auf Glycogen untersucht, aber nichts gefunden. Er zieht indessen aus diesen negativen Befunden keineswegs den Schluss, dass das Glycogen in jeder Lebensphase den von ihm untersuchten Spongien mangele und lässt dahin gestellt, ob die nicht ganz lebenskräftige Beschaffenheit der Schwämme und die ungünstige Jahreszeit die Abwesenheit des Glycogens zur Folge hatten. „Mit demselben Rückhalt jeder voreiligen Verallgemeinerung", bemerkt er ferner, dass er auch in Rhizostoma-Tentakeln, im Mantel von Ciona canina etc., sowie in den Muskeln der Sagartia troglodytes kein Glycogen vorfand. Auch in den Lebern von Asteracanthion glacialis etc., in den Muskeln von Pectunculus pilosus etc. fehlte das Glycogen ganz oder es fanden sich nur zweifelhafte Mengen davon vor. Krukenberg sieht die Ursache dieser negativen Ergebnisse zum Theil im reichen Diastasegehalt der untersuchten Gewebe, durch den eine, wennschon geringe, normal vorhandene Glycogenmenge sehr schnell in Zucker verwandelt werden müsse, zum Theil wohl auch — und sicher mit Recht! — in dem nicht ganz lebenskräftigen Zustande der untersuchten Thiere, denn er fand, wie er gleich darauf berichtet,

---

Comptes rendus. T. LXII. 1866. p. 675. Und: Nouvelles recherches sur le glycogène. Comptes rendus T. 65. 1867. p. 75. Die italienischen Originale findet man: Atti dell' Instituto Venet. di scienze etc. Sér. III. Vol. XI. 1866 und Ser. V. Vol. VIII. 1882.

1) Balbiani, Mem. sur le développement des aranéides. Annales des sc. nat. Zool. Serie V. 1873. T. 18. p. 29.

2) Claude Bernard, Leçons sur les phénomènes etc. Bd. 2. p. 95.

3) Krukenberg, Vergl.-phys. Studien an den Küsten der Adria. 2. Abth. 1880. p. 57 ff.

das Glycogen in den Lebern lebenskräftiger Flusskrebse und Pulmonaten.

Sehr merkwürdig und theoretisch interessant ist das Vorkommen des Glycogens im Plasmodium von Aethalium septicum (Lohblüthe), welches Kühne[1]) entdeckte, Berend[2]) später bestätigte. Auch Külz[3]) hat selbständig das Glycogen in diesem Schleimpilz aufgefunden, es nach eigener Methode rein dargestellt und den vollen Beweis seiner Identität mit dem thierischen Glycogen geliefert.

3. Glycogen in einzelligen Thieren.

Ueber das Vorkommen von Glycogen in Protozoen[4]) liegt bis jetzt nur eine Mittheilung von Certes (Sur la glycogénèse chez les infusoires. Comptes rendus T. 90. p. 77—80) vor. Derselbe wies durch die mikrochemische Methode Glycogen in Vorticellen, Opalinen, Chilodon etc. nach; bei Amoeben und Rhizopoden fand er es weniger constant. Meine nachfolgenden Mittheilungen waren schon geschrieben, als mir die kurze Notiz von Certes zu Gesichte kam; ich lasse meine Aufzeichnungen unverändert folgen.

Aus theoretischen Gründen war es für mich von Interesse, die im Wasser unserer Teiche, Aquarien etc. überall lebenden Infusorien auf einen etwaigen Glycogengehalt zu untersuchen, ich fand aber in Vorticellinen, Paramaecien etc. kein Glycogen. Es konnte nun hierbei die ungünstige Jahreszeit (ich untersuchte Anfangs April) von Einfluss sein, es war aber auch möglich, dass der grosse Wassergehalt[5]) der Thiere, die Möglichkeit beständiger

1) Kühne, Lehrbuch der phys. Chemie. Leipzig 1866. p. 334.

2) Nach einer Angabe Krukenberg's a. a. O. p. 556 Anm.

3) Külz, Pflüger's Archiv. 24. Bd. p. 65 ff.

4) Bütschli fand in Gregarinen und Infusorien, die im Darm von Blatta orientalis schmarotzten, eigenthümliche Körperchen, die er nach dem Ausfall der Reactionen (braunrothe bis braunviolette Färbung durch Jod, die sich nach Schwefelsäurezusatz in eine weinrothe bis veilchenblaue Farbe umändert, Unlöslichkeit in Essigsäure und verdünnten Mineralsäuren u. s. w.) als aus Amyloid bestehend ansieht. Müller's Archiv. 1870. p. 362 ff. Ueber das „Paramylon", welches Gottlieb in Euglena viridis fand und einige andere hierher gehörige Mittheilungen vergleiche man Krukenberg, Vgl.-physiol. Studien an den Küsten der Adria. 2. Abth. p. 56.

5) Engelmann gibt an, dass die festen Substanzen der Infusorien oft

Durchspülung, schneller Verbrauch bei geringer Zufuhr, die ausserordentliche Beweglichkeit u. s. w. eine Aufstapelung von Glycogen verhinderten. Ich kam deshalb auf den Gedanken, die im Rectum und der Cloake unserer Frösche lebenden Infusorien einer Prüfung zu unterziehen, da ich voraussetzen durfte, dass die oben erwähnten Einflüsse bei diesen Thieren sich in geringerem Masse geltend machen würden. Diese Erwartung bestätigte sich in auffallender Weise. Aus dem Rectum eines seit mehreren Stunden todten Frosches (Rana temporaria) entnahm ich auf den Rath meines befreundeten Collegen Nussbaum, der sich in der letzten Zeit viel und erfolgreich mit der Biologie der im Froschdarm lebenden Infusorien beschäftig hat, nahe der Darmwand ein Tröpfchen Flüssigkeit, in dem sich ziemlich viele Opalinen (Opalina ranarum) und andere kleinere Infusorien befanden. Ich brachte auf dem Objectträger zu dieser Flüssigkeit etwas Jodgummi und beobachtete unter dem Mikroskop bei schwacher Vergrösserung. Mehrere Thiere blieben selbst nach langer Einwirkung des Reagenzes einfach gelb, bei andern aber traten nach kurzer Zeit braunrothe Stellen hervor, die vielfach streifenförmig den eigenthümlichen Riefen („Muskeln") des Körpers folgten. Ich legte dann ein Deckglas auf und brachte durch sanftes Drücken auf dasselbe zu Stande, dass einzelne Thiere zerrissen wurden, und nun zeigte sich an den Rissstellen das Glycogen in Gestalt unregelmässiger Klümpchen [2]), die in dem Protoplasma eingelagert waren. Daneben sieht man zahlreiche helle, stark glänzende kleine Tröpfchen, die durch Jodbehandlung leicht gelb werden und aus einer andern Substanz (Fett?) bestehen. Um mich zu überzeugen, dass die gefundene, durch Jod braunroth gefärbte Substanz in der That Glycogen sei,

---

wohl kaum 10—20% des Gesammtgewichtes ausmachen und dass unter denselben die Eiweisssubstanzen ohne Zweifel die Hauptmasse bilden. „Ausserdem fehlen wohl nie Kohlehydrate, Fett, anorganische Stoffe, namentlich Kaliverbindungen." Physiologie des Protoplasma und Flimmerbewegung. Hermann's Handbuch der Physiologie. 1. Bd. p. 343 ff. (p. 349).

1) Nussbaum, Sitzungsberichte der Niederrhein. Gesellschaft für Natur- und Heilkunde. Sitzung vom 15. Dec. 1864. Ueber spontane und künstliche Zelltheilung.

2) Auch Certes sah bei Chilodon das Glycogen in Form von „granulations" (l. c. p. 78).

habe ich andere Präparate mit Jodglycerin und Lugol'scher Lösung versetzt. Die braunrothe Färbung bestimmter Partien des Körpers tritt auch hier schnell ein, verschwindet[1]) aber bald wieder, weil das Jodglycogen sich in wässerigen und glycerinhaltigen Flüssigkeiten löst. Endlich überzeugte ich mich an andern Präparaten, dass absoluter Alkohol die fragliche Substanz fällt, so dass Thiere, die aus diesem Reagenz genommen werden, nachher jeden Augenblick zur Untersuchung dienen können. Es ist bei allen diesen Operationen zu bedenken, dass die zugesetzten Reagentien die Leibessubstanz dieser Thiere stark schrumpfen machen.

Im Rectum anderer Frösche fand ich noch ein anderes grösseres Infusionsthierchen, welches ebenfalls Glycogen führt. Es ist dies Nyctotherus cordiformis, Stein (Bursaria c. Ehrbg.). An diesem Thier lässt sich noch ein weiterer Beweis dafür feststellen, dass die durch Jod braunroth gefärbte Substanz in der That Glycogen ist. Im Lauf meiner Untersuchungen hat sich das ausnahmslos gültige, von Ehrlich zuerst gefundene Gesetz bestätigt, dass das Glycogen in den Zellen stets den Zellkern frei lässt[2]). Es hat nun Nyctotherus cordiformis einen grossen, meist ovalen Kern, während Opalina deren mehrere zerstreut liegende kleine besitzt. Demgemäss schimmert bei Nyctotherus der grosse Kern, der hier wie in allen glycogenhaltigen Zellen vollständig frei von Glycogen ist, hell durch, während ringsum zerstreut die Glycogenklümpchen liegen. Bei Opalina kommen aber die kleinen Kerne meistens überhaupt nicht zur Erscheinung, weil sie von den darüber liegenden glycogenführenden Protoplasmaschichten verdeckt werden.

Ob man nun bei den genannten Thieren stets Glycogen finden wird, weiss ich nicht. Der Ernährungszustand des Wirths kommt vielleicht, der des Thieres selber sicher in Betracht. Prof. Nussbaum macht mich darauf aufmerksam, dass Opalina

1) Legt man kein Deckglas auf, so erfolgt die Lösung in wenigen Stunden, unter dem Deckglas in ca. 24 Stunden.

2) Auch Certes (Comptes rendus T. 90. p. 78) sagt: „Les noyaux, les nucléoles, les vésicules contractiles ne se colerent jamais.“ Ich bestätige auch die Beobachtung von Certes, dass die Cuticula, die Wimper und der contractile Stiel der Vorticellen stets glycogenfrei sind.

ranarum um diese Zeit (Anfangs April) im Begriffe steht sich zu theilen und dann zu encystiren.

Als ich Ende April und Anfang Mai gelegentlich wieder frei lebende Infusorien untersuchte, fand ich auch bei solchen Glycogen. Die Thiere stammten aus einer schmutzigen grünen Lache an der Porzellanfabrik in Poppelsdorf, welches von Euglena viridis, Schwärmsporen, Bacterien und zahllosen kleinen Infusionsthierchen wimmelte. Euglena viridis war zu der Zeit, als ich untersuchte (Morgens früh), stärkefrei, die Schwärmsporen hatten in ihren Chlorophyllkörnern sehr viel Stärke aufgespeichert. Gerade diese Sporen dienen nun, wie sich unter dem Mikroskop deutlich beobachten lässt, den grossen Infusorien, Vorticellen, Paramaecien u. a. zur Hauptnahrung; oft ist der ganze Zellleib der Infusorien mit ihnen vollgepfropft. Glycogen findet sich nun in grosser Menge bei Paramaecia aurelia und P. bursaria, etwas weniger bei Vorticella microstoma.

Da nun bisher aus einzelligen Thieren Glycogen in Substanz überhaupt noch nicht dargestellt worden ist, so beschloss ich die günstigen Verhältnisse zu benutzen und die Darstellung zu versuchen. Ich brachte deshalb eine Portion des grünen, etwas faulig riechenden schlammigen Wassers zum Sieden und fügte nachher immer wieder von dem Material zu, bis etwa ein Liter verbraucht und auf $^1/_{10}$ eingeengt war. Diese grüne Flüssigkeit filtrirte ich, wobei das Filtrat ganz klar erschien und dampfte dann weiter ein, bis ich noch etwa 50 ccm Flüssigkeit hatte. Eine Probe davon mit einem Jodsplitter versetzt färbte sich durch die gelöste Stärke zuerst blau, später aber zeigte sich um den Jodsplitter eine schmutzig braune Flüssigkeit. Um die Stärke zu entfernen habe ich dann das Decoct mit dem doppelten Volum 96% Alkohol versetzt, absetzen lassen, den gelbbräunlichen Niederschlag abfiltrirt, mit 70% Alkohol ausgewaschen und auf dem Filter wieder in etwas destillirtem Wasser gelöst. Da trotzdem das Filtrat grosse Mengen gelöster Stärke enthielt, die ich nicht herauszuschaffen vermochte, so musste ich diesen Versuch als resultatlos aufgeben. Als ich nun die Gefässe mit dem grünen Schlamm in einen fast absolut dunkeln Raum brachte, um die Stärke zum Verschwinden zu bringen, ergab eine nach wenigen Tagen vorgenommene mikroskopische Untersuchung, dass nun die Mehrzahl der Infusorien abgestorben war, während der Schlamm eine tadellos grüne Farbe

behalten hatte. Ich suchte deshalb auf einem andern Wege mein Ziel zu erreichen. Einem frisch ins Institut gebrachten Uterus einer Kuh entnahm ich eine ansehnliche Menge Serum, brachte es in ein weites Cylinderglas und liess es an der Luft stehen. Ich entnahm einem andern Gefäss, in welchem Kaulquappen lebten, eine Anzahl Infusorien (Glaucoma scintillans) und verpflanzte sie in das Serum, welches bald zu faulen begann. Später fügte ich ab und zu eine dünne Lösung von Salzen (Chlornatrium, phosphorsaures Kali, kohlensaures Natron u. s. w.) und von Zucker zu. Die Thiere gediehen in der Lösung so gut, dass nach etwa acht Tagen jedes Tröpfchen, unter dem Mikroskop betrachtet, von Infusorien wimmelte. Ich brachte dann in einer flachen Porzellanschale etwa 50 ccm des Infusorienwassers zum Sieden und fügte allmählich die ganze Menge desselben — etwa $1^1/_2$ Liter — hinzu. Ich dampfte das Ganze bis auf etwa 10 ccm ein und behandelte nun das Decoct ganz nach der Brücke'schen Methode. Der zuletzt erhaltene sehr geringe weisse Niederschlag bestand aus (nicht ganz reinem) Glycogen, wie folgende Reactionen bewiesen. Ein Pröbchen des Niederschlags wurde mit der Federmesserspitze in eine gelblich-braune Lugol'sche Lösung gebracht; es umgab sich sofort mit einem rothbraunen Hof und löste sich schnell mit derselben Farbe auf. Der Rest des Niederschlags wurde in wenig Wasser gelöst; eine Probe der Lösung wurde in ein weisses Porzellanschälchen gebracht, und ein Jodsplitterchen zugefügt; die Flüssigkeit in der Umgebung derselben färbte sich sehr schnell braunroth; eine andere Probe wurde mit verdünnter Salzsäure gekocht und lieferte dann eine schwache, aber deutliche Trommer'sche Reaction. Hiernach ist das Vorkommen von echtem Glycogen in Infusorien bewiesen und die Zuverlässigkeit der mikrochemischen Methode auch an diesem Object dargethan.

Ich gebe nun zum Schluss eine Uebersicht über die Gewebe und die Thiergruppen, in denen bis jetzt Glycogen gefunden worden ist. Die Ergebnisse dieser Untersuchung und der folgenden werde ich am Schluss der ganzen Arbeit zusammenstellen und erörtern.

Diese Tabellen zeigen, dass es im Princip kein Gewebe und keine Thierklasse gibt, in denen das Glycogen nicht vorkäme; es unterliegt auch für mich keinem Zweifel, dass die Verbreitung desselben eine viel grössere ist, als man bisher glaubte

Tabelle I.

Vorkommen des Glykogens

in den Geweben von Wirbelthieren, Wirbelthierembryonen und Wirbellosen.

I. Animales Zellennetz.			II. Bindesubstanzen.			III. Epithelien.	
a. Drüsen.	b. Muskeln.	c. Nervensystem.	a. Knorpel.	b. Blut und Blutgefässdrüsen.	c. Bindesubstanz der Wirbellosen.	a. Geschichtete Epithelien, Haut und Hautgebilde.	b. Cylinderepithelien.
Leber von Wirbelthieren, Wirbelthierembryonen, Mollusken, Arthropoden. Niere von Wirbelthieren, Wirbelthierembryonen, Mollusken; grüne Drüse d. Flusskrebses. Speicheldrüsen von Wirbelthierembryonen und Gastropoden. Lungen von Wirbelthieren u. Wirbelthierembryonen. Hoden und Ovarien von Wirbelthieren und Wirbelthierembryonen. Labdrüsen des Froschmagens. Zwitterdrüse, Eiweissdrüse, Manteldrüse und Fussdrüse von Gastropoden.	Quergestreifte Muskeln von Wirbelthieren und ihren Embryonen. Muskeln v. Würmern, Mollusken, Arthropoden. Glatte Muskelfasern von Säugethieren.	Ganglienzellen von Gastropoden (Spuren). Gehirn von Säugethieren. (Nach Pavy).	Hyalin-, Faser- und Netzknorpel von Wirbelthieren. Embryonaler Knorpel. Chorda dorsalis.	Weisse Blutkörperchen von Wirbelthieren. Milz. Blutkörperchen v. Crustaceen.	Plasmazellen, Bindesubstanzzellen und Fibrillen der Bindesubstanz von Gastropoden	Geschichtete Epithelien der Haut, Zunge und Scheide von Wirbelthieren. Aeussere Wurzelscheide wachsender Haare bei Säugethieren und ihren Embryonen. Sonstige Hautgebilde v. Wirbelthierembryonen: Huf, Schnabel, Federn.	Cylinderepithel von Drüsenausführungsgängen bei Wirbelthieren, Wirbelthierembryonen und Wirbellosen. Das gesammte Cylinderepithel im Darmkanal von Wirbelthierembryonen und Wirbellosen. Magen- und Darmepithel vom Frosch.

Tabelle II.

Vorkommen des Glycogens im Thierreiche und bei Pilzen.

Wirbelthiere:	**Mollusken:**	**Arthropoden:**	**Würmer:**	**Echinodermen:**	**Coelenteraten:**	**Protozoen:**	**Pilze:**
Säugethiere †	Cephalopoden †	Arachnoiden †	Platyhelminthen †	Crinoiden †	Spongien †	Rhizopoden †	Myxomyceten†
Vögel †	Gastropoden †	Insekten †	Nemathelminthen†	Asteroiden	Anthozoen	Infusorien †	
Reptilien †	Lamellibranchia-	Myriopoden	Anneliden †	Echinoiden } †	Polypomedusen †	Gregarinen	
Amphibien †	ten †	Crustaceen †	Rotatorien †	Holothurien	Ctenophoren		
Fische †	Tunicaten †						

Anmerkungen zu Tabelle II.

Diese Zusammenstellung ist derjenigen von Krukenberg (Vgl. physiol. Studien an den Küsten der Adria. II. Abth. Heidelberg 1880. p. 62, 63) nachgebildet. Das Zeichen † bedeutet, dass Glycogen bei Thieren der betr. Gruppe nachgewiesen ist; bei den andern Gruppen ist eine systematische Untersuchung auf Glycogen noch nicht vorgenommen worden. Wenn ich den Spongien und den Echinodermen Glycogen zuschreibe, so geschieht es auf die Angabe von Picard hin. Da Krukenberg bei diesen Thieren zweifelhafte Mengen bezw. gar kein Glycogen fand, versieht er die betr. Gruppen mit einem ?. — Von den Pilzen sind nur die glycogenhaltigen Myxomyceten genannt. — Die Crinoiden, Asteroiden und Echinoiden mussten vereinigt werden, weil Picard nur von Echinodermen und Holothurien im Allgemeinen spricht.

und dass man bei systematischen, ausgiebigen Fütterungsversuchen diese grosse Verbreitung immer mehr wird feststellen können. Ich werde später zeigen, dass man z. B. bei Fröschen durch geeignete Fütterung das Glycogen auch in solchen Geweben und Organen zur Aufstapelung bringen kann, die für gewöhnlich glycogenfrei sind. Dass man in vielen Organen der Warmblütler das Glycogen nicht nachweisen kann, liegt nur daran, dass Bildung und Verbrauch derselben gleichen Schritt halten.

II. Ueber den Bau und die Thätigkeit der Gastropodenleber.

II. Mittheilung[1]: Die Glycogenfunction der Gastropodenleber.

Da in den nachfolgenden Besprechungen die Leber der Gattung Limax eine hervorragende Rolle spielt, so mag zuerst ein Wort über den Bau dieses Organs Stelle finden.

Es kamen gelegentlich zur Untersuchung die Species Limax cinereo-niger, L. cinereus, L. agrestis, L. carinatus und eine bisher am Rhein nicht beobachtete Species, die hier in Kellern gefunden wurde und die Herr Geheimrath Prof. Dr. Leydig als Limax variegatus erkannte[2].

Der gröbere Bau der Leber stimmt mit dem von Arion empiricorum fast ganz überein. Ein sehr in die Augen springender und auch physiologisch wichtiger Unterschied mag hier gleich hervorgehoben werden. Die Leber von Limax ist, wie auch andere Organe des Thieres, namentlich die Gefässe, verhältnissmässig arm an Bindesubstanzzellen. Diese Zellen sind bei Arion im Sommer mit glänzenden Körnern von kohlensaurem Kalk erfüllt, weshalb man in der Arionleber überall diese milchweissen zierlichen Gefässverzweigungen sieht, die in der Limaxleber ganz fehlen. Die Bindesubstanzzellen selber fehlen freilich in den Gefässwänden

---

1) Die I. Mittheilung siehe Archiv f. mikrosk. Anatomie Bd. 22. Eine vorläufige Mittheilung: „Das Glycogen in der Gastropodenleber“ findet sich im „Zoologischen Anzeiger“ 1883. p. 652 ff.

2) Vgl. die Classification der einheimischen Limacinen in: Leydig, Die Hautdecke und Schale der Gastropoden. Troschel's Archiv. 1876. p. 264 ff.

von Limax ebensowenig, wie in denen von Helix, es fehlt nur der Kalk in ihnen.

In Bezug auf den feineren Bau der Limaxleber gilt alles, was ich früher bei Besprechung der Gattungen Helix und Arion angegeben habe. Das Leberepithel, was auch hier am besten an Osmiumsäurepräparaten studirt wird, zeigt drei Arten von Zellen: Ferment-, Leber- und Kalkzellen. Die Fermentkugeln sind meist etwas kleiner als bei Helix und viel kleiner als bei Arion. Das interstitielle Gewebe ist reich an Pigmentkörnchen und Fettkügelchen, die an Osmiumsäurepräparaten zuweilen die leichte Uebersicht der Follikel und ihrer Zellen erschweren.

An der Limaxleber habe ich auch eine Eigenthümlichkeit feststellen können, die von andern Drüsen (Heidenhain) längst bekannt ist: das verschiedene Verhalten des Epithels während Ruhe und Arbeit. In derselben Leber findet man ruhende und thätige Partien. In ruhenden Follikeln ist das Epithel sehr niedrig, die Kerne klein, abgeplattet, oft halbmondförmig; arbeitende Follikel enthalten hohe, sich hervordrängende Zellen mit grossen kugligen Kernen und zahlreichen Secretbläschen. — Die Fermentzellen der Limaxleber erzeugen ein Enzym, welches nach Krukenberg's [1]) Untersuchungen in saurer und alkalischer Lösung Eiweiss verdaut.

Den ersten Nachweis des Glycogenvorkommens in der Gastropodenleber verdanken wir Claude Bernard [2]). Es sagt: „Quant au foie, on y rencontre très-distinctement deux sortes de granules: les uns se colorant en rouge vineux par l'iode et appartenant aux cellules glycogéniques, les autres se colorant en jaune par l'iode et appartenant aux cellules biliaires.“ Die Wirbelthierleber zeigt physiologisch nach Claude Bernard's Angaben zwei getrennte Functionen: Bereitung der Galle und Bereitung des Glycogens; eine histologische Trennung der Leberelemente aber existirt nicht. Anders bei den Mollusken; hier existirt nicht nur die physiologische, sondern auch die anatomische Trennung der Leber in zwei Organe, in den „foie biliaire“ und den „foie glycogénique“ [3]). „Il y aurait chez les mollusques deux foies: un

1) Krukenberg, Untersuchungen aus dem physiol. Institut der Univers. Heidelberg. Bd. II. Heft 1. p. 8.

2) Claude Bernard, Leçons sur les phénomènes etc. II. Bd. p. 110.

3) Ebenda, p. 107 und 108. Vgl. auch Krukenberg, Vergl.-phys. Studien an den Küsten der Adria. II. Abth. p. 52.

foie biliaire en communication avec l'intestin, un foie glycogénique entourant l'autre et entrant en communication avec le système circulatoire" (p. 108). Es wird sich später herausstellen, dass die Trennung der Gastropodenleber in ein galle- und ein glycogenbereitendes Gewebe unzulässig ist.

Später hat Krukenberg[1]) aus den Lebern frisch gefangener, lebenskräftiger Individuen der Species Arion empiricorum (ater), und Helix pomatia nach der Brücke'schen Methode mehr oder weniger grosse Quantitäten echten Glycogens dargestellt.

Ich selber habe mehrmals den Glycogengehalt der Leber von Helix pomatia und Limax variegatus nach der Brücke'schen Methode quantitativ bestimmt, öfter auch qualitativ nach dieser Methode und den andern Reactionen (Jodreaction, Löslichkeit in Wasser, Fällbarkeit durch Alkohol, Saccharificirung durch Speichelferment) nachgewiesen. Da aber die mikrochemische Untersuchung bei diesen Arbeiten von der grössten Bedeutung war, so habe ich zuerst diese Methode der Untersuchung auf ihre Zuverlässigkeit geprüft.

Schnitte einer Helixleber, in welcher ich Glycogen makrochemisch — man gestatte diesen Ausdruck! — durch die oben angegebenen Reactionen nachgewiesen hatte, zeigten in bestimmten Gewebspartien, die nachher zu besprechen sind, nach Zusatz von Jodglycerin, Lugol'scher Lösung oder Jodgummi braunrothes Jodglycogen: wurden solche Schnitte 24 Std. in dest. Wasser oder 4—6 Tage in Glycerin extrahirt, und dann wie oben behandelt, so zeigte die Jodlösung kein Glycogen mehr an, die Flüssigkeit aber, in der die Schnitte gelegen hatten, wurde durch Zusatz eines Tropfens Lugol'scher Lösung leicht braun gefärbt.

Ein Stückchen einer glycogenhaltigen Helixleber wurde einige Minuten mit dest. Wasser ausgekocht und dann in absoluten Alhohol geworfen. Schnitte des gehärteten Präparates zeigten nach Jodbehandlung intensive Glycogenreaction, da sich das Glycogen beim Kochen grösstentheils gelöst und das Gewebe diffus durchdrungen hatte.

Schnitte einer glycogenhaltigen Limaxleber werden 6 Tage lang in Glycerin extrahirt; von diesen Schnitten enthielt einer

1) Krukenberg, Vergl.-phys. Studien an den Küsten der Adria. II. Abth. p. 59.

selbst nach so langer Zeit noch Glycogen. Eine kleine Scholle Glycogen, aus der Kaninchenleber bereitet, löst sich in Glycerin innerhalb 24 Std. vollständig. Die Lösung erfolgt also in den Geweben, namentlich nach Auflegen eines Deckglases, sehr viel langsamer als im freien Zustande. — An frischen Präparaten glycogenhaltiger Lebern sieht man bei Glycerin- oder Wasserzusatz das Glycogen nicht[1]; nach Behandlung mit absolutem Alkohol erscheint es in solchen Präparaten in Gestalt eigenthümlich glänzender, weisser, kleinerer oder grösserer Schollen und Körner, die sich auf Zusatz einer Jodlösung zuerst gelb, dann dunkler, endlich rothbraun färben. 5 grosse Exemplare von Helix pomatia, am 8. Juli 1884 gefangen, hungerten 3 Wochen: in der Leber fand sich bei der mikrochemischen Untersuchung kein Glycogen und auch nach der Brücke'schen Methode gewann ich kein Glycogen.

Legt man Schnitte einer glycogenhaltigen Leber in Jodglycerin, so färbt sich in kurzer Zeit, 2—5 Minuten, das vorhandene Glycogen rothbraun; schon während der Färbung beginnt aber auch die Lösung der Substanz, so dass unter dem Mikroskop in der Zusatzflüssigkeit braune Wolken sichtbar werden. Nach kürzerer und längerer Zeit löst sich das ganze Glycogen und das gesammte Gewebe erscheint gleichmässig gelb.

Erwärmt man ein Jodglycerinpräparat, in welchem Glycogen enthalten ist, so verschwindet die braunrothe Färbung, um nach dem Erkalten wiederzukehren, wenn noch Jod vorhanden ist. In allen Präparaten, ausser Jodgummipräparaten, verdunstet das Jod allmählich.

Aus diesen Versuchen ergibt sich die Zuverlässigkeit der mikrochemischen Untersuchung. Wer einige Uebung besitzt, wird auf die von mir angegebene Weise nach der mikrochemischen Methode allein das Vorhandensein oder Fehlen von Glycogen in der Gastropodenleber — und auch in den übrigen Geweben — mit Sicherheit bestimmen können. Nachdem festgestellt war, dass in der Gastropodenleber überhaupt Glycogen gebildet wird, suchte ich die Gewebselemente zu bestimmen, in denen sich das Glycogen findet. Es wurde schon

1) Nur die glycogenhaltigen Bindesubstanzzellen zeigen einen eigenthümlichen Glanz, der wohl vom eingelagerten Glycogen herrührt.

gelegentlich darauf aufmerksam gemacht, dass sich in der Gastropodenleber zwischen den Follikeln und um dieselben mehr oder weniger interstielles Gewebe, Bindesubstanz, findet. Am reichsten ist damit die Leber von Arion versehen, viel findet sich auch bei Helix, am wenigsten bei Limax. Da die Bindesubstanz für die Glycogenfrage bei diesen Thieren eine ausserordentlich wichtige Rolle spielt, so mag eine kurze Erörterung über dieselbe hier Stelle finden.

Schon Leuckart[1]) hatte an den Gefässen von Gastropoden eine äussere „Lage von grossen, glashellen Zellen" wahrgenommen, „die auch in andern Fällen bei den Gastropoden statt einer äussern Zellgewebsschicht vorkommt." Leydig[2]) sprach dann zuerst bestimmt aus, dass diese Zellen „im ganzen Körper von Paludina vivipara überall da vorkommen, wo bei höheren Thieren das Bindegewebe sich findet", und gab ihnen deshalb den Namen „Bindesubstanzzellen". Dies ist der Grund, weshalb ich diese Zellen vielfach als „Leydig'sche Bindesubstanzzellen" bezeichnet habe. Diese Zellen sind, wie Brock[3]) in seiner neuerdings erschienenen gründlichen Arbeit hervorhebt, fast allen spätern Beobachtern (Claparède, Semper, Lacaze-Duthiers, Flemming, H. Schultze, Joyeux-Laffuie, Vignal) aufgefallen. Brock unterscheidet nun drei Formen in der interstitiellen Bindesubstanz:

1) Plasmazellen. Brock hat diesen Namen gewählt, „weil sie mit den von Waldeyer[4]) so genannten Elementen des Vertebratenbindegewebes in Bezug auf äusseres Aussehen und den Ort ihres Vorkommens eine gewisse Aehnlichkeit aufzuweisen haben" (p. 10). Zu diesen gehören die bei den Pulmonaten so ausserordentlich massenhaft vorkommenden Leydig'schen Bindesubstanzzellen. Ueber Form, Grösse, Kern etc. habe ich mich schon an

1) Frey und Leuckart, Lehrbuch der Anatomie der wirbellosen Thiere. 1847. (Wagner, Lehrbuch der Zootomie. II. Theil) p. 438.

2) Leydig, Ueber Paludina vivipara. Zeitschrift f. w. Zool. 2. Bd. 1850. p. 151.

3) Brock, Untersuchungen über die interstitiellen Bindesubstanzzellen der Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1883. p. 1—63. Siehe daselbst (p. 39) auch die Literaturangaben.

4) Waldeyer, Ueber Bindegewebszellen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XI. 1875. p. 176. Waldeyer's Plasmazellen sind in der That protoplasmareich (p. 190).

andern Stellen ausgesprochen [1]). „Das Protoplasma dieser Zellen zeichnet sich frisch durch einen so starken Glanz aus, dass der Gedanke, dasselbe möchte mit einer fettähnlichen Substanz infiltrirt sein, nahe liegt“ (Brock a. a. O. p. 39). Da alle Reactionen aber gegen Fett sprechen, so lässt Brock mit Recht diesen Gedanken wieder fallen. Ich habe schon oben erwähnt, dass in den von mir untersuchten frischen Präparaten der Glanz ohne Zweifel vom Gehalt des Protoplasmas an Glycogen herrührt.

Brock unterscheidet dann mit Semper drei Arten von Plasmazellen nach dem Inhalt; von diesen ist es die erste Art, „deren Kern eine Zone von feinen dunklen Körnchen“ umgibt, die besonders zur Ablagerung des Glycogens in Anspruch genommen wird.

2) Bindesubstanzzellen mit leicht demonstrirbarem Kern, einem sternförmigen Zellleib und zahlreichen verzweigten Ausläufern, die mit denen benachbarter Zellen in Verbindung stehen.

3) Fibrillenbündel (von Muskelfasern zu unterscheiden); sie scheinen bei Pulmonaten durchweg aus Spindelzellen hervorzugehen und besitzen eine structurlose Scheide. Die Kerne derselben sind schwer sichtbar, weil der Hof körnigen Protoplasmas verschwunden, oder auf ein Minimum reducirt ist (Brock a. a. O. p. 45).

Was die Ergebnisse der Brock'schen Arbeit anbetrifft, so habe ich mich sehr gefreut, dass endlich einmal ein wirres Material geordnet worden ist. Weniger einverstanden bin ich mit dem Brock'schen Namen „Plasmazellen“, insofern er auch die glycogenhaltigen Leydig'schen Bindesubstanzzellen umfasst. Ich habe schon früher darauf hingewiesen, dass an diesen Zellen nur die äusserste Schicht und das spärliche Protoplasma mit dem Kern „protoplasmatisch“ sind, d. h. aus Eiweisssubstanzen bestehen, während der übrige Theil der Zelle mehr gallertig, hyalin ist. Nach Jodbehandlung bietet demnach die Zelle folgendes Bild dar: Die periphere Zellschicht („Zellmembran“), und der Kern mit den ihn umgebenden spärlichen Protoplasmaresten ist gelb gefärbt; im Innern der Zelle liegt das Glycogen in einer oft kugelförmigen, oft unregelmässigen Form, mehr oder weniger das Lumen der Zelle ausfüllend. Um dieses Glycogen aber sieht man dann auf feinen Schnitten einen „leeren“ Raum, dessen Zustandekommen nur zum Theil durch die Einwirkung des Alkohols zu erklären ist. In

1) Vgl. auch Brock a. a. O. p. 38 ff.

manchen Zellen findet man nämlich nur wenig Glycogen und in diesen ist der leere Raum sicher nicht durch den Alkohol erzeugt worden; hier zeigt sich eben, dass ein grosser Theil der Zelle nicht aus echtem Protoplasma (Eiweisskörpern) besteht, sondern im Innern eine sich mit Jod nicht gelb färbende hyaline Substanz vorhanden ist. Da diese Erscheinung an unzweifelhaft protoplasmatischen Zellen, z. B. Leberzellen, niemals auftritt, so wäre vielleicht eine andere Bezeichnung für die „Plasmazellen" charakteristischer gewesen. Die „Trägersubstanz" [1]) des Glycogens besteht nun freilich höchst wahrscheinlich aus einem Eiweisskörper; da aber weder diese Substanz, noch das Glycogen immer in den „Plasmazellen" vorhanden ist, so ändert das nichts an der Sache.

Im Uebrigen kann ich alle Beobachtungen Brock's für die von mir untersuchten Gastropoden bestätigen. Wenn in den von mir beigegebenen Zeichnungen die drei Formen der Bindesubstanz nicht immer scharf hervortreten, so bedenke man, dass nach Brock's eigener Bemerkung (p. 39) die „Plasmazellen" bei den Pulmonaten ausserordentlich vorherrschend sind und dann, dass an den mit Jod behandelten Präparaten gewisse histologische Feinheiten mehr oder weniger verloren gehen.

In welchen Elementen der Gastropodenleber findet sich nun das Glycogen? Es ist klar, dass diese Frage nur durch die mikrochemische Untersuchung beantwortet werden kann. Ich habe desshalb Thiere verschiedener Gattungen und Arten kürzere oder längere Zeit mit ihrer natürlichen Nahrung (Vegetabilien) oder mit Brot gefüttert und dann die Leber auf Glycogen geprüft. Alle Pulmonatengattungen bilden ein vorzügliches Object für die Untersuchung auf Glycogen. Da es ja aber auch darauf ankommt, die Thiere längere Zeit in der Gefangenschaft zu halten, so mag noch hervorgehoben werden, dass sich wegen ihrer grossen Widerstandsfähigkeit die Helix- und Limaxarten am besten eignen. Helix pomatia lässt sich in einem nicht zu trocknen und zu warmen Raume Jahre lang halten. Die Limaxarten setze ich in Cylindergläser und halte sie rein und feucht.

Diese beiden Gattungen bilden zugleich die Repräsentanten zweier grossen Gruppen unter den Pulmonnaten, die sich durch grössere oder geringere Entwicklung des interstitiellen Gewebes

1) Vgl. Ehrlich a. a. O. p. 45.

und dementsprechend durch ihr Verhalten zur Glycogenaufhäufung von einander unterscheiden. Bei den Helixarten finden wir in der Leber ein massenhaftes Vorkommen von „Plasmazellen“, theils in der Adventitia der zahlreichen Gefässverästelungen, theils als Füllung zwischen den Follikeln; bei der Gattung Limax sind diese Zellen weniger reichlich vorhanden. Da nun diese Plasmazellen die vorzüglichsten Träger des Glycogens sind, so unterscheiden sich die Lebern beider Gattungen in ihrem Verhalten zum Glycogen sehr wesentlich. Unter gewöhnlichen Ernährungsverhältnissen häuft sich in der Helixleber alles Glycogen in den Plasmazellen an, während das Epithel ganz frei davon ist; in der Leber der Limaxarten aber sind diese spärlicher vorhandenen Lagerräume bald gefüllt und desshalb wird schon sehr bald das Epithel zur Aufstapelung des Glycogens mit herangezogen.

Claude Bernard[1]) hat, wie ich aus seinen Mittheilungen schliessen muss, nur solche Thiere untersucht, deren Leberepithel kein Glycogen enthielt. Die Leber ist nach ihm aus einer Anzahl von Drüsenschläuchen zusammengesetzt, die eine der Galle ähnliche Flüssigkeit secerniren „et c'est autour de ces tubes, ou dans leurs interstices, que se trouve précisément accumulée la matière glycogène.“ Dies war der Grund, warum er den foie biliaire vom foie glycogénique trennte. Nun findet man aber schon bei einem mit Vegetabilien (Kohlblättern) genährten Limax das Glycogen nicht nur in den Bindegewebszellen (Plasma- und Bindesubstanzzellen), sondern auch im Follikelepithel selber und zwar, wie ich in mehreren Fällen beobachtete, zuerst in den Kalkzellen, später auch in den Leber- und Fermentzellen. Ganz dieselbe Erscheinung zeigt sich in der Helixleber nach reichlicher, kräftiger Ernährung (Brot). Die Bindegewebszellen pfropfen sich zuerst voll mit Glycogen und dann erscheint es auch im Epithel, niemals so reichlich wie bei Limax, aber sehr deutlich in feinen Streifen und kleinen unregelmässigen dem Protoplasma einverleibten Massen. Es besteht also zwischen beiden Gattungen kein principieller, sondern nur ein von der Nahrung abhängiger quantitativer Unterschied. Die Claude Bernard'sche Trennung der Gastropodenleber in ein gallebereitendes

1) Claude Bernard, Leçons etc. p. 107 und 108.

und ein glycogenbildendes Organ muss deshalb fallen gelassen werden.

Die Form, in der das Glycogen in den Plasmazellen auftritt, wird am einfachsten durch Tafel XVI Fig. 12 veranschaulicht.

In den Kalkzellen liegt es zwischen den glänzenden Kügelchen von phosphorsaurem Kalk, die nach Jodbehandlung meist dunkel erscheinen. In den Leber- und Fermentzellen findet es sich diffus oder in unregelmässigen Körnchen im Protoplasma zerstreut; bei sehr starkem Glycogengehalt sieht man zuweilen sogar kleine Glycogenmengen in den Secretbläschen; dagegen scheinen die fertigen, ausgestossenen Secretbläschen, die man im Innern der Follikel oder besser noch im Lumen der Ausführungsgänge studiren kann, keine Spur von Glycogen mehr zu enthalten. Glycogen in freien Tröpfchen, wie sie Ehrlich[1]) im Blute der Wirbelthiere gefunden hat, habe ich mit Sicherheit nicht nachweisen können; das Glycogen war immer Zellen oder abgeschnittenen Stücken von Zellen einverleibt. Die Membrana propria der Drüsenfollikel war immer glycogenfrei. Merkwürdig ist es, dass die Leberausführungsgänge und selbst die kleinsten Gallengänge für die Glycogenablagerung eine sehr beliebte Stätte bilden, so zwar, dass oft diese Gänge stark glycogenhaltig sind, während die eigentlichen Leberfollikel noch frei von Glycogen bleiben. Auch hier zeigt sich wieder ein eigenthümlicher Unterschied zwischen den Gattungen Helix und Limax. Bei Helix sind die die Gallengänge umgebenden und in ihre vorspringenden Epithelleisten sich hineindrängenden Plasmazellen wieder in erster Linie für die Glycogenablagerung bevorzugt. Erst bei starker Zufuhr in Folge reichlicher Ernährung sieht man es auch im Epithel der Gänge, wo es bei schwacher Vergrösserung in Form eines zierlichen Bogens der ebenfalls bogenförmig gelagerten Epithelleiste einverleibt ist. Bei starker Vergrösserung sieht man an dünnen Schnitten, dass jede Epithelzelle in fast genau gleicher Höhe über dem Kern eine tropfenförmige oder unregelmässig gestaltete Einlagerung von Glycogen besitzt (vgl. Tafel XVII Fig. 16). Diese Regelmässigkeit der Einlagerung erzeugt auch den Bogen.

Nachdem wir so den Ort besprochen haben, an dem das Gly-

1) Ehrlich a. a. O. p. 40.

cogen in der Gastropodenleber zu suchen ist, werde ich nunmehr die Zeit des ersten Auftretens dieser Substanz in der Leber festzustellen suchen.

Diese Zeit kann natürlich nur durch Versuche bestimmt werden und diesen Versuchen müssen wieder andere vorhergehen, durch welche die Fastenzeit festgestellt wird, die erforderlich ist, um die Leber sicher glycogenfrei zu machen. Um durch vollständige Mittheilung der Protokolle nicht zu ermüden, theile ich in folgender Tabelle kurz die Ergebnisse dieser Versuche mit.

Tabelle I.

Nr.	Datum des Versuchs.	Thiere.	Fastenzeit.	Glycogen in der Leber.	Bemerkungen.
1	16./6. 1884	5 Helix pomatia	3 Tage	+	In den Gefässen und interstitiellen Geweben Glycogen. Ein Thier glycogenfrei.
2	13./6. 1884	3 Arion empiricorum	6 „	+	Ein kleines Thier war glycogenfrei.
3	8./6. 1884	9 Arion empiricorum	18 „	+	Nur die grossen Gefässe enthielten noch Glycogen.
4	26./6 1884	3 Limax cinereus	18 „	0	
5	8./6. 1884	2 Arion empiricorum	20 „	0	In den Gefässen eines Thieres schmarotzten kleine Nematoden, deren Körper noch mit Glycogen erfüllt war!
6	18./10. 1883	3 Helix pomatia	21 „	0	
7	8./6. 1884	3 Helix pomatia	21 „	0	
8	28./11. 1884	4 Limax variegatus	21 „	0	
9	14./12. 1884	2 Limax variegatus	21 „	0	

Die Tabelle zeigt, dass dreiwöchentliches Hungern genügte, um die Leber der von mir untersuchten Thiere glycogenfrei zu machen. In einzelnen Fällen mag wohl eine längere Frist nöthig sein[1]);

1) Luchsinger (Zur Physiologie und Pathologie des Glycogens. Zürich 1875. Dissert.) gibt an, dass bei Helix pomatia 4—6 Wochen erforderlich seien.

Grösse, Ernährungszustand, Temperatur [1]), Bewegung [2]) und andere vielleicht noch unbekannte Einflüsse spielen dabei sicher eine Rolle. Interessant ist die Beobachtung (Versuch 5, Anmerkung), dass die schmarotzende Nematode mit Glycogen vollgepfropft ist, während der Wirth hungert! Selbstverständlich findet man die Lebern von Pulmonaten nach dem Winterschlaf immer glycogenfrei. Ich untersuchte am 3. März d. J. die Lebern zweier Exemplare von Helix pomatia, einer Helix nemoralis (alle eingedeckelt) und mehrerer Cyclostoma elegans, welche letztere ich den Winter über ohne Nahrung im Institut erhalten hatte, und fand in denselben keine Spur von Glycogen. Einige Individuen von Cyclostoma elegans, am 16. Juli 1884 auf dem Hammerstein gefangen, waren frisch untersucht worden; die Leber und zahlreiche andere Organe enthielten grosse Mengen Glycogen. Ich habe dann durch zahlreiche Versuche festgestellt, wie viel Zeit ein Hungerthier braucht, um in der Leber wieder Glycogen abzulagern. Um grössere Sicherheit zu haben, dass die Lebern der Versuchsthiere glycogenfrei waren, habe ich dieselben nicht nur mindestens 21 Tage hungern lassen, sondern jedesmal an einem Controlthier die Abwesenheit des Glycogens festgestellt. Mehrere mit Arion emp. unternommenen Versuche scheiterten daran, dass die Thiere die Gefangenschaft und das lange Hungern nicht ertrugen. Bei Ansetzung dieser Versuche genügt es natürlich nicht, den Thieren zu einer bestimmten Zeit das Futter zu verabreichen, sondern man muss ruhig und recht geduldig warten, bis sie zu fressen beginnen und von diesem Moment an die Dauer des Versuchs berechnen. Ich habe dabei immer eine grössere Zahl von Schnecken auf oder an das betreffende Nahrungsmittel (Kohlblätter oder Brotscheiben) gesetzt und zum Versuch diejenigen ausgewählt, die zu derselben Zeit [3]) zu fressen begannen.

---

1) Külz (Ueber den Einfluss angestrengter Körperbewegung auf den Glycogengehalt der Leber. Pflüger's Archiv. 1881. p. 41 ff.) hat die wichtige Thatsache festgestellt, dass angestrengte Körperbewegung die Leber gut genährter Thiere glycogenfrei macht.

2) Külz (Ueber den Einfluss der Abkühlung auf den Glycogengehalt der Leber. Pflüger's Archiv. 1881. p. 46 ff.) fand, dass Abkühlung den Glycogengehalt der Leber wesentlich herabsetzt.

3) Da man selten erlebt, dass mehrere Thiere ganz genau in demselben Augenblick zu fressen beginnen, so habe ich als Maximum eine Frist von

Die Ergebnisse der Versuche stellte ich auf nebenstehendes Tabelle zusammen.

Zu dieser Tabelle sind einige Bemerkungen nöthig.

Die Daten der Versuche 6—15 sind Versuchen über das erste Auftreten des Glycogens in den Geweben überhaupt entnommen, die später im Zusammenhange mitgetheilt werden. Der Darminhalt aller dieser Versuchsthiere war sauer, meist stark sauer, ebenso die Flüssigkeit in den Leberausführungsgängen und das Leberparenchym. Nach Brotfütterung war der Inhalt des Darmes grauweiss, sehr zuckerreich[1]). Der Anfangsdarm und der Magen waren dabei durch den mit viel Flüssigkeit versehenen Nahrungsbrei sehr stark ausgedehnt; auch die Ausführungsgänge der Leber und die Leberfollikel selber waren durch die angesammelte Flüssigkeit sehr stark erweitert, und in mehreren Fällen

3 Minuten gewährt. Die Thiere, die innerhalb dieser Frist ihre Mahlzeit begannen, wurden für den Versuch ausgewählt, die übrigen entfernt. Gar oft muss man den Versuch aufgeben, weil die Thiere nicht fressen wollen; wenn man sie ganz in Ruhe lässt und nur ganz sanft ab und zu ihrem Fortkriechen die Richtung nach der vorgelegten Nahrung zu gibt, fährt man am besten. Da fast alle unsere einheimischen Schnecken Nachtthiere sind und am liebsten erst mit beginnender Dämmerung umherkriechen und fressen, so habe ich zum Beginn dieser Versuche fast stets späte Abendstunden gewählt. Haben die Thiere vor dem Versuch während der Fastenzeit ihren Aufenthalt in einem kühlen Raume gehabt, so fressen sie gleich nachher am ersten Tage überhaupt nicht. Ich habe sie deshalb einige Tage vor dem Versuch und auch nachher während des Versuchs immer in ein Tag und Nacht mässig geheiztes Zimmer gebracht und sie mit lauem Wasser bespritzt; Wasser trinken sie auch gern. Bei diesen Versuchen ist mir mehrmals aufgefallen, wie sehr die Thiere einer Species sich zusammenhalten. In einem grossen Cylinderglase hatte ich längere Zeit mehrere Individuen der Species Limax variegatus und Limax agrestis untergebracht. Ich fand dann Morgens oftmals die Thiere der einen Species sämmtlich dicht zusammengedrängt oben am Deckel des Glases sitzen, die der andern Species ebenso am Boden des Glases. Diese Eigenthümlichkeit hängt offenbar mit der Reinhaltung der Art zusammen. Etwas ähnliches habe ich früher (Dieses Archiv. 22. Bd. p. 508) von den Weinbergsschnecken berichtet, die in „Völkern", aus mehreren Generationen bestehend, gemeinsam den Winter verbringen.

1) Claude Bernard (Recherches sur une nouvelle fonction du foie. Annales des sciences nat. Serie II. T. XIX. 1853. p. 533) hat diese Thatsache und andere merkwürdige Erscheinungen bei der Verdauung schon berichtet.

Tabelle II.

Nr.	Datum des Versuches.	Thier.	Fastenzeit.	Fütterung.	Untersucht nach Beginn des Fressens.	Glycogen im Interstitium der Leber.	Glycogen im Epithel der Leber.	Bemerkungen.
1	8./6. 1884	Arion empir.	21 Tage	Kohl	2 Stunden	0	0	
2	"	"	"	"	4 "	0	0	
3	"	"	"	"	6 "	0	0	
4	"	"	"	"	8 "	0	0	
5	"	"	"	"	10 "	0	0	
6	3./1. 84	Limax variegatus.	40 Tage	Zuckerreiches Weissbrot	8 3/4 "	0	0	
7	"	"	"	"	9 "	+	0	
8	"	"	"	"	9 "	+	0	
9	26./12. 84	"	30 Tage	"	9 1/4 "	0	0	
10	"	"	"	"	9 1/2 "	0	0	
11	"	"	"	"	9 3/4 "	+	0	
12	"	"	"	"	10 "	+	0	
13	31./12. 84	"	37 Tage	"	9 "	+	+	Sehr grosse Thiere! (13–15)
14	"	"	"	"	9 "	+	+	
15	"	"	"	"	9 "	+	+	
16	15./11. 84	"	33 Tage	"	9 3/4 "	+	+	
17	"	"	"	"	9 3/4 "	+	+	
18	"	"	"	"	9 3/4 "	+	+	
19	17./11. 84	"	35 Tage	"	10 "	0	0	
20	"	"	"	"	10 1/4 "	+	+	
21	"	"	"	"	10 1/2 "	+	+	
22	20./11. 84	"	38 Tage	"	11 "	+	+	
23	"	"	"	"	13 "	0	0	MittelgrossesThier.
24	25./5. 83	Helix pomatia	21 Tage	Schwarzbrot	17 "	+	0	
25	"	Arion empir.	"	"	17 "	0	0	Das Thier war sehr matt.
26	14./2. 84	"	4—5 Monate	"	24 "	0	0	Aus dem Winterschlaf! Beide Thiere frassen wenig. (26–27)
27	22./2. 84	Helix pomatia	4—5 Monate	"	48 "	0	0	
28	10./7. 84	"	65 Tage	"	24 "	+	0	Die Thiere wurden aus dem Schlaf geweckt und vor Beginn des Versuches längere Zeit feucht und warm gehalten; sie frassen dann das angefeuchtete Schwarzbrot sehr gern. (28–32)
29	4./9. 84	"	60 Tage	"	36 "	+	0	
30	5./9. 84	"	61 Tage	"	3 Tage	+	0	
31	7./12. 84	H. pomat. 8 Thiere	82 Tage	"	5 Tage	+	+	
32	9./12. 84	H. pomat. 2 Thiere	84 Tage	"	5 Tage	+	+	
33	1./9. 84	H. pomat. 2 Thiere	76 Tage	"	36 Std.	0	0	Direct aus dem Schlaf; sie frassen sehr wenig.

hatte der Nahrungsbrei sich bis in die kleineren Gallengänge und sogar bis in das Lumen der Leberfollikel selber verbreitet. Dies ergab sich sehr deutlich aus der Untersuchung von in Alkohol gehärteten Lebern. Schnitte von solchen Lebern mit Jodlösung behandelt wiesen im Innern der Leberfollikel grose Mengen unversehrter oder halbverdauter Stärkekörner[1]) auf. Dieser Befund illustrirt sehr drastisch die Thatsache, dass die Leberfollikel morphologisch nichts sind als Ausstülpungen[2]) der Darmwand bez. der Gallengänge.

Es ergibt sich aus den Versuchen, dass das erste Glycogen in der Leber von Limax variegatus nach Brotfütterung in der 9.—10. Stunde auftritt und ferner die sehr beachtenswerthe Thatsache, dass es die Bindegewebszellen sind, in denen das Glycogen zuerst aufgestapelt wird. Sie zeigen ferner, dass individuelle Schwankungen vorkommen und dass auch die verschiedenen Species sich verschieden verhalten. Wenn Helix pom. lange Zeit ohne

---

1) Die noch wenig oder gar nicht angegriffenen Stärkekörner werden in einer Jodlösung tief dunkelblau, die zum Theil schon verdauten färben sich blassblau mit einem Stich in's Violette und zeigen ein eigenthümliches Aussehen. In der Mitte erscheint eine Höhlung („Kern"), von der Fortsätze ausgehen; manchmal erscheint in der Mitte ein dunkler Halbmond, oft sieht man nur ein Auseinanderweichen der Schichten. Die Peripherie zeigt einen hellen Saum. Vgl. Strasburger, Das botanische Practicum, p. 18 ff. Die in Fig. 8 gezeichneten Stärkekörner aus den Cotyledonen der Bohne entsprechen genau den zuerst von mir beschriebenen.

2) Bertkau, a. a. O. p. 244, bemerkt von der sog. Leber der Spinnen, sie entstehe dadurch, „dass der erweiterte Theil des Darmes im Anfange des Hinterleibes eine beträchtliche Zahl grösserer und kleinerer Ausstülpungen bildet, die sich weiter und weiter verästeln und durch ein Zwischengewebe zu einer anatomischen Einheit verbunden werden." Der flüssige Speisebrei „gelangt bis in die letzten Verzweigungen der Darmausstülpungen". Bertkau hält es deshalb für angemessen, „den Namen „Leber" bei den Spinnen durch „Chylusmagen" zu ersetzen. Es ist nun freilich sicher, dass die Differenzirung der Gastropodenleber als eines besonderen Organs viel deutlicher ist, als beim „Chylusmagen" der Spinnen; trotzdem kann ich einen principiellen Unterschied in der Morphologie beider Organe nicht anerkennen. Die oben von mir mitgetheilte Beobachtung beweist, dass auch die Gastropodenleber bei reichlicher Nahrungszufuhr theilweise als „Chylusmagen" zu functioniren versteht. Man vergleiche dazu die „Hepatointestinalcanäle" Krukenberg's (bei Aeolidiern und Thetys). Grundzüge einer vergl. Physiologie der Verdauung. Heidelberg 1882. p. 64.

Nahrung und trocken gehalten wird, verschliesst sie bekanntlich die Schalenmündung mit einem oder mehreren häutigen Deckeln und bleibt in diesem Zustande Monate lang unverändert. Wird sie aus diesem Schlafe durch Wärme und Feuchtigkeit erweckt, so frisst sie zuerst wenig oder nichts und eine Glycogenaufhäufung findet nicht statt (Versuch 27 u. 33). Hält man sie aber mehrere Tage munter, so fressen sie nachher gern und viel und häufen Glycogen in fast allen Geweben, namentlich aber in der Leber an (Versuch 31 u. 32; ersterer diente zugleich zur quantitativen Bestimmung des Glycogens in verschiedenen Organen). So wie bei Limax findet man auch bei Helix das Glycogen immer zuerst in den Bindegewebszellen des interstitiellen Gewebes der Leber und der Gefässe. Nach kürzerem oder längerem Hungern findet man beim Verschwinden des Glycogens analoge Verhältnisse: es verschwindet zuerst aus dem Epithel der Leber und dann erst aus den Bindegewebszellen (vgl. Tabelle I, Versuche 1 und 3).

Ich bin dann der wichtigen Frage näher getreten, ob für die Gastropodenleber in Bezug auf Glycogenbildung oder -anhäufung ein ähnliches Verhalten gilt, wie für die Leber der Wirbelthiere, ob also die Gastropodenleber durch eine hervorragende Glycogenfunction ein Analogon der Wirbelthiere ist oder nicht. Diese Frage ist bekanntlich von Hoppe-Seyler[1]) im Allgemeinen für die Wirbellosen verneint worden. Er sagt in Bezug auf das Glycogen: „Bei Wirbelthieren bestehen die Functionen (einer Leber) in der Bildung von Galle und Glycogen. Da die wirbellosen Thiere wie die noch nicht völlig entwickelten Wirbelthiere in den verschiedenen Organen von Glycogen strotzen können, ist auf den geringen Gehalt von Glycogen, den ich in der Verdauungsdrüse des Krebses constatirt habe, nicht viel zu geben, derselbe kann sehr wohl von der grossen Zahl amöboider Zellen, die sich in diesem Organe finden, herrühren“ (p. 399). Die Frage, ob die Leber der Wirbellosen Gallenfarbstoffe oder ein Analogon derselben secernirt, mag hier unberührt bleiben. Es ist aber in Bezug auf die Gastropodenleber neuerdings wieder von

1) Hoppe-Seyler, Unterschiede im chem. Bau und der Verdauung höherer und niederer Thiere. Pflüger's Archiv 1877. p. 795.

Frenzel[1]) in einer allerdings ganz kurzen Mittheilung behauptet worden, dieses Organ sei lediglich eine Fermentdrüse, entgegen der von Krukenberg[2]) und mir[3]) vertretenen Anschauung, dass sie ausserdem noch eine der „Galle" ähnliche Substanz secernire. Krukenberg (Untersuchungen aus dem physiol. Institut etc. Bd. II. H. 1. p. 17) hat ausserdem wegen der in der Leber stattfindenden Zuckerbildung zuerst für dieses Organ auch den Charakter der Leber höherer Vertebraten in Anspruch genommen. Es ist deshalb für die ganze physiologische Auffassung der Gastropodenleber von grosser Wichtigkeit zu untersuchen, wie sie sich zum Glycogen verhält.

Ich habe schon oben auseinandergesetzt, dass von einer speciellen Glycogenfunction der Wirbelthierleber in dem Sinne, als ob sie ein Monopol auf die Glycogenbildung hätte, nicht mehr die Rede sein kann. Da sie aber procentisch mehr Glycogen bildet, als irgend ein anderes Organ oder Gewebe, so kann man die „Glycogenfunction der Leber" insofern aufrecht erhalten, als man dadurch ausdrücken will, dass sie in der That primus inter pares ist, aber nicht mehr. Von diesem Standpunkte aus habe ich nun den Glycogengehalt der Gastropodenleber mit dem anderer Organe und dem des ganzen Körpers verglichen, um die Frage entscheiden zu können, ob man in dem oben bestimmten Sinne von einer Glycogenfunction der Gastropodenleber reden kann oder nicht.

Versuch I. 20. October 1884. 12 mittelgrosse Exemplare von Limax variegatus hatten 21 Tage gehungert. Sie wurden zwei Tage lang feucht und warm gehalten und bekamen dann angefeuchtetes Weissbrot; die meisten frassen bald, das Brot blieb zwei Stunden im Glase und wurde dann entfernt. Nach 24 Stunden wurden 4 Thiere zur anderweitigen Verwendung abgeschieden; von den übrigen 8 Thieren hatte eins nicht gefressen und wurde entfernt. Der Darm der übrigen war noch stark mit Brotresten gefüllt, die beim Aufschneiden der Thiere möglichst entfernt wurden.

---

1) Frenzel, Biol. Centralblatt. 1883—84. p. 327. In einer neueren Mittheilung (Dieses Archiv 25. Bd. 1885. p. 48 ff.) sind diese Fragen nicht erörtert.

2) Untersuchungen aus dem physiol. Institut d. Univ. Heidelberg. Bd. II. Heft 1. p. 21, 22; Vergl.-physiol. Beiträge etc. p. 31. Vgl.-physiol. Studien zu Tunis. Heidelberg 1880. p. 188.

3) Dieses Archiv. 22. Bd. p. 494 ff.

Von den zum Versuch übrig bleibenden 7 Thieren wurde die Leber

präparirt und gewogen	= 1,8880	
Davon zur mikrochemischen Untersuchung .	= 0,3380	
Blieben zur Glycogenbestimmung	1,5500	frische Substanz.
Die Körper der Thiere (ohne Leber) wogen	= 19,6670	
Davon zur mikrochemischen Untersuchung	= 1,4202	
Blieben zur Glycogenbestimmung	18,2468	frische Substanz.

Die Lebersubstanz und die Körpersubstanz wurde gesondert in schon siedendes destillirtes Wasser geworfen und nun nach der Brücke'schen Methode weiter behandelt. Die Lebersubstanz zerfällt nach mehrstündigem Kochen leicht; sehr viel widerstandsfähiger ist die Substanz der Körper; sie wird zuerst während des Auskochens in der Porzellanschale mit der Scheere möglichst fein zerschnitten, dann in der Reibschale weiter zerkleinert, obgleich die zähen Stückchen dem Zerreiben grossen Widerstand leisten. Als die Decocte nur noch Spuren von Glycogen enthielten, wurden die Substanzreste mit sehr verdünnter Kalilauge (es wurden 5—6 Tropfen Kalilauge dem Wasser beigemischt) zerkocht. Die Decocte der Körper mussten colirt werden, das Auswaschen dauert ausserordentlich lange, da der Schleim[1]) das Glycogen mit unglaublicher Zähigkeit festhält. Während die Darstellung des Glycogens aus der Leber leicht gelingt, macht die Körpersubstanz bei der Behandlung grosse Schwierigkeiten. Da es von der grössten Wichtigkeit ist, den Schleim vollständig zu entfernen, so muss man grosse Mengen des Brücke'schen Reagenzes (Kaliumquecksilberjodid) zusetzen. Das Leberglycogen wurde noch einmal in destillirtem Wasser gelöst und mit Alkohol von 96% gefällt. Es wurde auf gewogenem Filter gesammelt, zuerst im Exsiccator, nachher im Trockenschrank bei 100° getrocknet und lieferte ein tadellos weisses Pulver, welches alle Glycogenreactionen gab und ohne Asche zu hinterlassen verbrannte.

Viel schwieriger wurde mir die Reingewinnung des Glycogens aus der

---

1) Landwehr (Untersuchungen über das Mucin von Helix pomatia und ein neues Kohlenhydrat [Achrooglycogen] in der Weinbergsschnecke. Zeitschrift f. physiol. Chemie. 6. Bd. p. 74 ff.) hat eine dem Schneckenmucin beigemengte glycogenartige Substanz (Achrooglycogen) dargestellt, die durch Jod nicht gefärbt wird, sich aber sonst wie Glycogen verhält (p. 77). Bei der Darstellung soll ein Kochen der alkalischen Lösung vermieden werden. Ob dem von mir nach der Brücke'schen Methode dargestellten Glycogen Achrooglycogen beigemengt war, weiss ich nicht, ich habe bei der kleinsten Probe stets deutliche Jodreaction nachweisen können. Um etwaige Fehler auszugleichen, habe ich immer genau nach derselben Weise die quantitativen Glycogenbestimmungen ausgeführt. — Auch Hammarsten (Pflüger's Archiv. 36. Bd. 1885. p. 373) fand in der Helixleber gewöhnliches Glycogen (p. 429).

Körpersubstanz. Ich habe es dreimal wieder in destillirtem Wasser gelöst und durch Alkohol von 96% gefällt, erhielt aber kein weisses, sondern grauweisses Präparat. Trotzdem muss ich das Präparat für rein[1]) halten: die Lösung opalescirte, gab schöne Jodreaction, wurde durch Alkohol gefällt, eine mit Speichel versetzte Probe gab nach mehreren Stunden die Trommer'sche Zuckerreaction, es verbrannte auf dem Platinblech, ohne deutliche Spuren von Asche zu hinterlassen. Für die Stickstoffprobe mit metallischem Natrium reichte das Material leider nicht aus.

Es wurde gefunden in 1,55 frischer Lebersubstanz 0,0520 Glycogen = **3,38%**.

Es wurde gefunden in 18,2468 frischer Körpersubstanz 0,0641 Glycogen = **0,35%**.

Es ergab sich also aus diesem Versuch (nach 24stündiger Fütterung), dass die Leber c. 10mal so viel Glycogen enthielt, als ein entsprechendes Gewicht des übrigen Körpers.

Die mikrochemische Untersuchung der in absoluten Alkohol gebrachten Gewebsstücke ergab Glycogen in fast allen Organen: Leber, Darm, Speicheldrüsen, Fuss, Mantel etc. Es fiel mir aber auf, dass das Glycogen in den Geweben durch Behandlung mit einer Jodlösung nicht so tief braun wurde, wie ich es nach längerer Fütterung wahrgenommen habe. Es war also, wie auch die quantitative Bestimmung lehrte, verhältnissmässig wenig Glycogen abgelagert. Damit hing auch offenbar zusammen, dass sich Präparate in Jodglycerin viel schneller wieder entfärbten, als ich es sonst beobachtete.

Ich suchte nun durch weitere Versuche zu bestimmen, ob die Leber nicht nur mehr Glycogen als ein entsprechendes Körpergewicht im allgemeinen, sondern auch mehr Glycogen ablagere, als andere Organe, in denen die mikrochemische

1) Vgl. Kratschmer, Beiträge zur quantitativen Bestimmung von Glycogen, Dextrin und Amylum. Pflüger's Archiv. 1881. p. 134 ff. Er findet sehr oft das Glycogen nicht „schneeweiss", sondern mit einem mehr oder weniger deutlichen Stich in's Graue oder Gelbliche. „Trotzdem zeigt das so gewonnene Glycogen alle Eigenschaften der Reinheit." Den Kunstgriff Kratschmer's, die überstehende klare Flüssigkeit zu decantiren (p. 136 u. 137) und den Glycogenniederschlag mit absolutem Alkohol durchzurühren u. s. w., habe ich stets, aber trotzdem bei anderem als Leberglycogen nicht immer mit vollem Erfolge angewandt; bei quantitativen Bestimmungen darf man ja die überstehende trübe, suspendirtes Glycogen enthaltende Flüssigkeit nicht decantiren, sondern muss alles filtriren.

Untersuchung einen reichen Glycogengehalt nachwies. Solche Organe waren nach meinen Beobachtungen der Darm bei der Gattung Limax und der Fuss[1]) bei Helix pomatia.

II. Versuch. 14. November 1884. 12 mittelgrosse bis grosse Limax variegatus hungerten 4 Wochen, wurden dann wie die früher besprochenen behandelt und drei Tage lang mit Weissbrot gefüttert. 24 Stunden, bevor sie getödtet wurden, war das Brot aus dem Cylinderglase entfernt worden, um den Darm möglichst stärkefrei zu machen. Trotzdem wurde im Darm bei einigen Thieren noch etwas unverdautes Brot gefunden, welches bei der Präparation des Darmes mechanisch durch Ausdrücken entfernt wurde. Es wurden von den Thieren die Lebern und die Därme herauspräparirt[2]) und wie der Rest des Körpers gewogen. Von allen Organen und Körpertheilen wurden kleine Stückchen in absoluten Alkohol geworfen, um sie für die mikrochemische Untersuchung aufzubewahren.

Die gesammelte Darmsubstanz wog . . .	=	1,2000
„ „ Leber „ . . .	=	5,8880
Die Substanz des übrigen Körpers wog . .	=	28,3768

Bei der weiteren Behandlung machte zunächst der Darm einige Schwierigkeit, weil immer noch etwas Stärke in ihm zurückgeblieben war. Als nach Zusatz des Brücke'schen Reagenzes und Salzsäure die Eiweisssubstanzen und der Schleim abfiltrirt waren, zeigte das Filtrat einen leicht bläulichen Schimmer, herrührend von der beigemischten Jodstärke. Das Filtrat wurde deshalb weiter (5 mal) durch feinstes schwedisches Filtrirpapier (einige Male nahm ich Doppelfilter) filtrirt, bis es klar war, dann mit starkem Alkohol gefällt, noch zweimal wieder in dest. Wasser gelöst und schliesslich mit absolutem Alkohol gefällt.

Die Gewinnung des Leberglycogens und Reindarstellung desselben ging glatt vor sich.

Viel Schwierigkeit machte mir dagegen wieder die Behandlung der

1) Flemming (Untersuchungen über Sinnesepithelien der Mollusken. Arch. f. mikr. Anat. 6. Bd. p. 442 Anm.) hat ganz Recht, wenn er darauf aufmerksam macht, dass man Mantel und Fuss consequenterweise nur als Theile der „Haut" ansehen dürfe. Bei Helix pomatia hebt sich dieser Theil der Haut so deutlich ab, dass ich ihn in diesem Falle wohl als besonderes Organ behandeln durfte.

2) Da es bei diesen Arbeiten auf möglichste Schnelligkeit ankommt, sind sie für einen Einzelnen schlechterdings unausführbar. Bei diesen Versuchen, sowie den später zu besprechenden an Kaninchen haben mir die Herren Dr. Paul Lohmann und cand. med. Braun, Löwe, Peters, Strasburg und Viehöfer in der liebenswürdigsten Weise assistirt, wofür ich denselben meinen herzlichsten Dank sage.

übrigen Körpertheile. Sie wurden in der früher beschriebenen Weise behandelt, das Auskochen allein aber kostete über 6 Stunden Zeit. Schliesslich habe ich den Rest wieder mit sehr verdünnter Kalilauge zerkocht und dann das Ganze wie früher behandelt.

Es wurde gefunden:

Im Darm	= 0,0192	= **1,60%**
In der Leber	= 0,3760	= **6,39%**
Im übrigen Körper .	= 0,5146	= **1,85%**.

Sämmtliche Präparate wurden zuerst über Schwefelsäure, nachher im Trockenschrank bei 100° bis zu constantem Gewicht getrocknet; die wässrige Lösung einer Probe derselben opalescirte, gab intensive Jodreaction und auf Speichelzusatz nach 8 Stunden deutliche Trommer'sche Zuckerreaction; von sämmtlichen Präparaten verbrannte eine kleine Probe auf dem Platinblech, ohne Asche zu hinterlassen; die beiden letzten Präparate waren stickstofffrei (Natriumprobe), das erste (Darmglycogen) konnte wegen Mangels an Material nicht auf Stickstoff geprüft werden.

Die mikrochemische Reaction wies Glycogen in fast sämmtlichen untersuchten Organen nach; nur Spuren von Glycogen wurden in der Zwitterdrüse, in den Ganglien und der Fussmuskulatur nachgewiesen; in den Muskelfasern der Fühlerretractoren fand sich gar kein Glycogen. Das in den Bindegewebszellen in grosser Menge aufgehäufte Glycogen färbte sich auf Jodzusatz tief rothbraun; die Epithelien des Darmes, der Leber etc. waren zum Theil so stark glycogenhaltig, dass kaum noch der freie Zellkern sichtbar blieb.

Da nun bei der Gattung Limax, wie früher erwähnt, vorzugsweise das Epithel der Leber Träger des Glycogens ist, weil die Leber wenig interstitielles Gewebe besitzt, so war es von Interesse, mit dieser die bindegewebsreiche Helixleber zu vergleichen. Der dritte Versuch wurde deshalb mit Helix pomatia angestellt.

III. Versuch. 7. December 1884. 8 grosse Exemplare Helix pomatia, die 82 Tage lang im Arbeitszimmer des Instituts ohne Nahrung schlafend verbracht hatten, wurden durch Bespritzen mit lauem Wasser munter gemacht und drei Tage vor Beginn des Versuchs im geheizten Zimmer gehalten. Wenn die Thiere sich wieder an die Wand des Glases, in dem sie sich befanden, anhängten, so wurden sie herabgenommen und stets munter gehalten. Sie wurden dann 5 Tage lang mit feuchtem Schwarzbrot gefüttert, wovon sie gierig frassen. 24 Stunden vor der Tödtung wurde das Brot entfernt. Um zu sehen, ob im Blut der Thiere Glycogen enthalten sei, wurde bei der Tödtung so verfahren, dass die Schale in der Nähe des Herzens weggebrochen, das Herz durchstochen und das ausströmende Blut direct in einer Porzellanschale mit siedendem destillirtem Wasser aufgefangen wurde. Diese Procedur gelang bei 5 Thieren vollständig gut. Das Blut

gerann in dem Wasser beinahe sofort und wurde dann nach der Brücke'schen Methode weiter behandelt. Ich fand aber in demselben kein Glycogen.

Es wurde dann die Schale vollständig entfernt, die Leber herauspräparirt, der Fuss abgeschnitten und die Reste des Körpers zusammengebracht. Von allen Theilen der Thiere wurden Stückchen für die mikrochemische Untersuchung aufbewahrt. Es wog

die Lebersubstanz . . . . = 14,1000
die Fusssubstanz . . . . = 29,0000
die übrigen Körpertheile . = 62,2000.

Es wurden diese Substanzen in der früher beschriebenen Weise weiter behandelt. Ich gebe darüber folgende Aufzeichnungen aus meinem Tagebuch wieder: „Alle Gewebe halten das Glycogen mit unglaublicher Zähigkeit fest, woran ohne Zweifel der massenhafte Schleim Schuld ist: nur die Leber hat wenig Schleim, der Fuss mehr, die übrigen Körpertheile am meisten. Das Auskochen nimmt bei der Leber 6, beim Fuss 8, bei den übrigen Körpertheilen ca. 9 Stunden in Anspruch, bis die Glycogenreaction verschwindend gering ist. Alsdann werden die sämmtlichen Organe mit verdünnter Natronlauge weiter ausgekocht und die Decocte weiter gesammelt, bis die Glycogenreaction, die nach Zusatz der Natronlauge wieder stärker geworden war, verschwindet.

Die stark schleimigen Auskochungen des Fusses und der übrigen Körpertheile gehen nur Anfangs durch's Filter, sehr bald geht kaum noch ein Tropfen durch. Ich colire deshalb, presse das Leintüchlein zuletzt aus und wasche aus, bis kein Glycogen mehr nachweisbar ist. Der Schleim hält das Glycogen so fest, dass alle diese Massnahmen ausserordentlich oft wiederholt werden müssen und ein lange dauerndes Einengen der Abkochungen unbedingtnöthig ist.

Nachher werden die einzelnen Glycogenlösungen in bekannter Weise neutralisirt. vollständig erkalten gelassen, und dann mit Salzsäure und Kaliumquecksilberjodid abwechselnd unter starkem Schütteln und Umrühren versetzt. Diese Reagentien müssen in sehr grossem Ueberschusse, namentlich zu den Decocten aus den „übrigen Körpertheilen" zugesetzt werden, weil sonst die kolossalen Schleimmassen nicht sämmtlich ausfallen. Man lässt dann absetzen, entnimmt der überstehenden klaren Lösung eine Probe, überzeugt sich, dass alles Eiweiss und aller Schleim ausgefällt sind und filtrirt dann. Die Filtrate, die leicht gelblich gefärbt, aber vollkommen durchsichtig sind und sehr schön opalesciren, werden mit dem doppelten Volum 96%-igen Alkohols versetzt, wodurch das Glycogen ausgefällt wird. Nachher wird das Präparat in gewöhnlicher Weise gereinigt. Ich erhielt in diesem Falle nach einmaligem Wiederauflösen der drei Glycogenpräparate in Wasser und Fällen mit absolutem Alkohol tadellos weisses mehlartiges Glycogen. Es gibt alle Reactionen sehr schön; sämmtliche Präparate sind asche- und stickstofffrei." Es wurde gefunden:

In der Leber	= 0,8012 Glycogen	=	5,76 %
Im Fuss	= 0,9530 „	=	3,29 %
Im übrigen Körper	= 1,2830 „	=	2,06 %

Bei der mikrochemischen Untersuchung fand sich in fast allen Organen reichlich Glycogen. In allen „Plasmazellen" der Leber, der Gefässe, der Lebergänge, des Darmes, zwischen den Muskelbalken des Fusses, im untern Theil des Mantels, in den Speicheldrüsen, in der Eiweissdrüse, im Eileiter, in der Wand des Pfeilsackes etc. Wenig Glycogen fand sich in der Zwitterdrüse, in den nervösen Elementen und in den Muskelfasern selbst; in den Fühlerretractoren war keine Spur von Glycogen nachweisbar. Ich stelle jetzt das Ergebniss dieser Versuche [1]) übersichtlich zusammen. (S. nebenstehende Tabelle III.)

Es folgt aus diesen Versuchen, dass die Leber der Gastropoden bei der Glycogenaufhäufung eine fast ebenso hervorragende Rolle spielt, wie die Wirbelthierleber.

Irgend ein wohlwollender Kritiker ist nun vielleicht der Ansicht, dass die Zahl dieser Versuche etwas klein ist. Ich will deshalb zunächst sagen, warum ich nicht mehr angestellt habe. Erstens bin ich der Ansicht, dass jemand, der durch das schlagende Ergebniss dieser drei Versuche nicht überzeugt wird, auch durch drei weitere nicht überzeugt worden wäre. Zweitens sind diese Versuche so überaus mühevoll, dass ich mich nicht entschliessen konnte, ihre Zahl zu vermehren. Wem also noch Zweifel daran bleiben, dass die Gastropodenleber verhältnissmässig viel mehr Glycogen aufstapelt als irgend ein anderes Gewebe, der mag sich durch eigene Versuche zunächst überzeugen, dass dieser Arbeit gegenüber alle Glycogenbestimmungen an Wirbelthierlebern, die doch bei den Physiologen auch nicht gerade im angenehmsten Rufe stehen, recht kurzweilig sind; er mag beweisen, dass viel-

1) Bizio (Citirt nach: Centralblatt für d. med. Wiss. 1882. p. 430) hat beobachtet, dass das Glycogen bei Wirbellosen beim Liegenlassen der Thiere sehr leicht die Milchsäuregährung eingeht und dass die Milchsäure unter Umständen den Eintritt der Fäulniss gänzlich hindert. Auf Grund der post mortem eintretenden sauren Reaction hat dann B. Angaben über den Glycogenreichthum der einzelnen Organe mitgetheilt und der Leber einen grossen, den weiblichen Geschlechtsorganen und den Eiern einen noch grösseren Glycogengehalt zugeschrieben. Diese Art quantitativer Bestimmung ist mir doch etwas zu kühn.

Tabelle III.

Nr. des Versuchs	Thier	Fastenzeit	Fütterung	Getödtet nach	Leber			Darm			Fuss			Uebriger Körper		
					Gewicht der frischen Substanz	Glycogen		Gewicht der frischen Substanz	Glycogen		Gewicht der frischen Substanz	Glycogen		Gewicht der frischen Substanz	Glycogen	
						Gewicht	% der frischen Leber		Gewicht	% des frischen Darmes		Gewicht	% der frischen Substanz		Gewicht	% der frischen Substanz
I.	Limax variegatus	21 Tage	Weissbrot	24 Stund.	1,5500	0,0520	**3,38**%							18,2468	0,0641	**0,35**%
II.	Limax variegatus	28 Tage	Weissbrot	3 Tagen	5,8880	0,3760	**6,39**%	1,2000	0,0192	**1,60**%				28,3768	0,5146	**1,85**%
III.	Helix pomatia	82 Tage	Schwarzbrot	5 Tagen	14,1000	0,8012	**5,76**%				29,0000	0,9530	**3,29**%	62,2000	1,2830	**2,06**%

leicht der Glycogengehalt irgend eines andern Gewebes einmal dem der Leber gleichkommt oder ihn gar übertrifft — und er wird damit nur gezeigt haben, dass bei den Gastropoden genau dasselbe vorkommt, was wir auch bei den Wirbelthieren finden, dass nämlich unter Umständen auch einmal andere Organe (Muskeln [1]), Placenta [2]) mehr Glycogen enthalten können als die Leber.

Ein anderer Einwand aber kann hier erhoben werden: Wenn auch die Gastropodenleber wie die Wirbelthierleber procentisch mehr Glycogen bildet, als andere Organe, so ist doch die absolute Glycogenmenge der Wirbelthierleber im Verhältniss zum Gesammtglycogen des Körpers grösser, als es bei der Gastropodenleber der Fall ist. Es ist nun zwar die absolute Glycogenmenge eines ganzen Wirbelthierkörpers unbestimmbar, indessen lässt sich doch ungefähr berechnen, wie sich das Verhältniss des Leberglycogens zum Gesammtglycogen z. B. beim Kaninchen gestaltet. Ein gut genährtes, grosses Kaninchen wiegt ca. 2000,0 (ich nehme immer nur runde Zahlen!), dessen Leber = 100,0, die Muskulatur (zu 0,4 des Gesammtgewichts gerechnet) = 800,0. Der Glycogengehalt der Leber eines gut genährten Kaninchens schwankt zwischen 1%—7% [3]), der der Muskeln [4]) zwischen 0,03%—0,72%. Wir hätten demnach als Gesammtmenge des Glycogens in der Leber 1,0—8,0, in der Muskulatur 0,24—5,76. Hierbei ist das Glycogen in den andern Körpertheilen (Knorpel, Haarwurzelscheiden etc.) nicht mit gerechnet. Wir finden also in der Kaninchen-

1) Luchsinger zeigte, dass die Brustmuskeln des Huhns noch beträchtliche Glycogenmengen enthalten können, während die Leber glycogenfrei ist. (Notizen zur Physiologie des Glycogens. Pflüger's Archiv. Bd. 18. p. 474 etc.)

2) Ich fand in den Placenten eines trächtigen Kaninchens 3,61 %, in der Leber nur 2,53 % Glycogen.

3) Salomon hat in einem Falle (nach 24stündiger Fütterung mit Kartoffeln und Rohrzucker) 8,0 Glycogen in der Kaninchenleber gefunden; der Procentgehalt ist nicht angegeben. Ich habe als Maximum in der Kaninchenleber nach 24stündiger Brotfütterung 6,91 % Glycogen gefunden.

4) Der Glycogengehalt der einzelnen Muskelgruppen ist, wie O. Nasse gezeigt hat, verschieden. (O. Nasse, Bemerkungen zur Physiologie der Kohlehydrate. Pflüger's Archiv. 14. Bd. p. 482.) 0,72 % ist das Mittel der von Nasse l. c. angegebenen Werthe; 0,03 % fand ich bei einem gleichzeitigen Gehalt der Leber von 5,60 % Glycogen; ich hatte u. a. zu dem Versuch eine Partie glycogenarmer Bauchmuskulatur verwandt.

leber ungefähr so viel Glycogen, wie im gesammten übrigen Körper zusammen.

Mit dieser Berechnung stimmt die von Boehm[1]) an der Katze angestellte überein. Er fand in der Leber 16,0, in der Gesammtmuskulatur ca. 15,0 Glycogen.

Wie verhält sich nun in dieser Beziehung der Organismus der Gastropoden? Aus meinen Versuchen ergibt sich

	Glycogen in der Leber		Glycogen im übrigen Körper
I.	0,0520	(nach 24 Stunden)	0,0641
II.	0,3760	(nach 3 Tagen)	0,5338
III.	0,8012	(nach 5 Tagen)	2,2360

Das heisst: Innerhalb 24 Stunden (I) nach Beginn der Fütterung ist der Glycogengehalt der Leber so überwiegend, dass er beinah dem Gesammtglycogen des übrigen Körpers gleichkommt.

Bei längerer Dauer der Fütterung nimmt dann das Glycogen in den übrigen Körpertheilen zu; im ungünstigsten Fall aber (III) beträgt der Glycogengehalt der Leber immer noch über $^1/_3$ des gesammten Glycogens. Wenn sich also auch ein Vortheil zu Gunsten der Kaninchenleber ergiebt, so verhält sich im Princip die Gastropodenleber doch ganz analog der Wirbelthierleber.

Der quantitative Unterschied im Glycogengehalt der Leber von Wirbellosen und von Wirbelthieren steht nach meiner Ansicht in direkter Beziehung zur Circulation. Die eigenthümliche Einschiebung des Pfortadersystems in den Kreislauf der höheren Wirbelthiere zwingt eine grosse Menge venösen Blutes zum Durchgang durch die Leber, ehe es in den eigentlichen Kreislauf gelangt. Es erfolgt also eine gewisse Stauung und Filtration dieses Materials im Leberparenchym, und diesem Umstande ist ohne Zweifel die Aufspeicherung gewisser Stoffe in der Leber zuzuschreiben. Die Leber dieser höheren Thiere ist im Princip auch nichts anderes als eine Anhangsdrüse des Mitteldarms, ursprünglich

1) R. Boehm, Das Verhalten des Glycogens und der Milchsäure im Muskelfleisch etc. Pflüger's Archiv. 23. Bd. p. 51. Frerichs (Ueber den Diabetes. Berlin 1884) bezeichnet den Glycogengehalt der Muskulatur zu ca. $^1/_2$ des im ganzen Körper vorhandenen Vorraths.

durch Ausstülpung vom Duodenum aus gebildet[1]). Die eigenthümliche Differenzirung des Organs aber, die ganz speciell mit der hohen Ausbildung der Circulationsverhältnisse zusammenhängt, unterscheidet es sehr wesentlich von dem einfachern Organ bei den Gastropoden. Bei letztern haben wir nicht nur kein Pfortadersystem, sondern überhaupt nicht einmal ein geschlossenes Circulationssystem; es ist lacunös. Die Leber speciell wird von einem arteriellen Gefäss (A. hepatica oder visceralis) versorgt, dessen letzte Ausläufer sich in einfachen Bindegewebsspalten, „Circulationslücken", verlieren. Letztere communiciren direct mit einem grossen, die Leber und andere Eingeweide umgebenden Blutsinus (Lacune). Dieser steht dann seinerseits in Communication mit den Venenwurzeln, die das Blut aufnehmen, zu den Kiemen oder der Athemhöhlenwand (Lunge) und von da zum Herzen zurückführen. Bei den Gastropoden schwimmt also die Leber gewissermassen fortwährend in dem mit dem Chylus vermischten Blut ihres Blutsinus und vermag aus demselben gewisse Stoffe in sich aufzunehmen. Ausserdem finden sich bei den Gastropoden gewisse Einrichtungen, die die Aufnahme und Filtration mancher Stoffe durch das Leberparenchym direct befördern.

Erstens stehen nämlich die Leberlappen durch so weite Ausführungsgänge mit dem Darm (Pylorus) in Verbindung, dass ein directes Eindringen des Chymus in dieselben und sogar bis in die Leberfollikel selber nicht nur möglich, sondern sogar wahrscheinlich ein normaler Vorgang ist. Leider ist unsere Kenntniss der Verdauungsvorgänge bei den Gastropoden noch sehr mangelhaft. Sehr wichtig, aber wahrscheinlich nicht richtig gedeutet sind die Beobachtungen Claude Bernard's[2]), auf die Krukenberg schon hinwies und die ich an anderer Stelle ausführlich wiedergegeben habe. Es mag hier kurz nur folgendes wiederholt werden: Wenn die Verdauung im Magen unter dem Einfluss eines sauren Saftes[3]) beendet ist, ergiesst

1) Vgl. Kölliker, Entwicklungsgeschichte des Menschen u. der höheren Thiere. 2. Auflage. 1879. p. 882, 883. Gegenbauer, Grundriss der vergleichenden Anatomie. 2. Aufl. 1878. p. 588 ff.

2) Claude Bernard, Recherches sur une nouvelle fonction du foie. Annales des sciences nat. Serie III. T. XIX. p. 331 ff.

3) Claude Bernard nennt diesen Saft „suc gastrique acide." (p. 332).

sich aus dem Ductus choledochus eine farblose zuckerreiche Flüssigkeit in den Magen, die denselben stark ausdehnt, in der Leber selber angestaut und dann resorbirt wird. Ist diese Resorption ungefähr beendet, so ergiesst sich erst die eigentliche Galle, das Lebersecret, in den Darm.

Ich muss offen gestehen, dass ich mich mit der Auffassung Claude Bernard's in Bezug auf die Zuckersecretion nie habe befreunden können. Darm und Leber der Schnecken habe ich unzählige Male in allen Stadien der Verdauung gesehen und habe mir die Vorgänge bei der Verdauung auf Grund meiner Beobachtungen, die im Ganzen mit denen von Bernard durchaus übereinstimmen, in folgender Weise klar zu machen gesucht. Der saure Saft, das eigentliche Agens bei der Verdauung, wird bald nach Beginn des Fressens von der Leber secernirt (wahrscheinlich aus den Fermentzellen) und mischt sich mit den Ingesta. Das Lebersecret verwandelt die eingeführte Stärke in Zucker[1]) und peptonisirt die Proteinsubstanzen[2]). Da nun während dieser Verdauungsvorgänge sich immer mehr Material (Ingesta und Secret) im Darm ansammelt[3]), so reicht das Lumen desselben nicht mehr aus, alles in sich zu beherbergen; die am Ductus choledochus befindliche Klappe, die ohnehin keinen vollständigen Abschluss bewerkstelligen kann, wird durch starke Erweiterung des Ausführungs-

---

Ich habe schon früher darauf hingewiesen, dass hier nur ein Secret der Leber gemeint sein kann, da der Magen gar keine Verdauungsdrüsen enthält.

1) Krukenberg (Vgl. physiol. Beiträge zur Kenntniss der Verdauungsvorgänge. Untersuchungen aus dem physiol. Institute der Univers. Heidelberg. Bd. II. H. 1. p. 15) wies im Lebersecret von Mollusken einen reichen Gehalt an diastatischem Enzym nach. In der Nahrung der Schnecken sind immer Kohlehydrate vorhanden.

2) Mehrere Stunden nach Beginn des Fressens habe ich bei zahlreichen Untersuchungen an Helix, Arion und Limax den Darminhalt stets sauer und stets reich an Zucker und Peptonen gefunden. Es wäre von grossem Interesse, die Natur der Säure zu erforschen; aber unsere einheimischen kleinen Schneckenarten eignen sich schlecht zu solchen Untersuchungen.

3) Krukenberg (Grundzüge einer vergl. Physiologie der Verdauung p. 62) hebt mit Recht hervor, dass die Vorwärtsbewegung und gleichmässige Vertheilung des Lebersecrets im Verdauungsrohr bisweilen durch besondere Einrichtungen (Wülste und Falten im Darmblindsack bei Helix nach Gartenauer) befördert wird.

ganges ganz insufficient und der ganze Darminhalt communicirt ungehindert mit Ausführungsgängen und Follikeln der Leber. Nach meiner Auffassung ergiesst sich also unter gewöhnlichen Umständen der zuckerreiche Saft nicht aus der Leber in den Darm, sondern umgekehrt aus dem Darm in die Leber. Es gibt wohl freilich auch Fälle, wo die Claude Bernard'sche Auffassung zutrifft. Ich habe nach Brotfütterung in der Mehrzahl der Fälle zu einer bestimmten Zeit (8.—12. Stunde nach Einnahme der Nahrung) Stärkekörner in den Räumen der Leberfollikel gefunden. Diese werden hier saccharificirt und später wird der gebildete Zucker mit dem Lebersecret wieder in den Darm befördert. Auf diese Weise kann in der That eine zuckerbildende (glycogene) Function der Leber zu Stande kommen. Ja, es gibt vielleicht auch Fälle, in denen das in den Leberzellen aufgespeicherte Glycogen mit dem Secret ausgestossen und saccharificirt wird; dadurch würde es ebenfalls zu einer Zuckerausscheidung aus der Leber kommen. Solche Secretion glycogenhaltiger Secretbläschen der Follikelzellen kann man nach längerer Brotfütterung beobachten, obgleich für gewöhnlich selbst bei gut genährten Thieren die Secretbläschen glycogenfrei sind. In den grösseren Ausführungsgängen sind sie es ohnehin immer, weil dort die Saccharificirung schon statt gefunden hat.

Aus dem Gesagten ergibt sich der innige Zusammenhang von Leber und Darm bei den Gastropoden. Nicht nur entwicklungsgeschichtlich, sondern in mancher Beziehung auch physiologisch ist die Leber in der That nur ein Theil des Darmes. Die nach erfolgter Verdauung stattfindende Resorption geschieht wohl zum grössten Theil durch die Darmwand, zum Theil aber auch durch das Leberepithel selber und hierbei ist denn die Gelegenheit zu filtriren und gewisse Stoffe festzuhalten gegeben. Darnach wäre also die Function eines „Chylusmagens", die Bertkau seiner Spinnenleber zuschreibt und die, wie Krukenberg[1]) nach-

1) Krukenberg, Untersuchungen des physiol. Instituts der Univ. Heidelberg. Bd. II. Heft 3. p. 351—53. Dass in die Darmanhänge der Aeolidier Nahrung gelangt und in ihnen wie im Darmrohre verdaut wird, war schon von Milne-Edwards, Quatrefages u. s. w. festgestellt worden. Krukenberg extrahirte zuerst aus den abgelösten Papillen ein Enzym, welches in saurer Lösung rohes Fibrin in kurzer Zeit peptonisirte.

wies, auch vielen Gastropoden (Aeolidiern und Tethys) zukommt, auch der Pulmonatenleber nicht fremd, obgleich sie hier nicht die Wichtigkeit haben kann, wie bei den oben genannten Thieren.

Aber noch ein zweiter Umstand erleichtert es der Leber, den im Darm bereiteten Chylus zu filtriren. Das ist die eigenthümliche Einrichtung, dass der Darm auf mehr oder weniger grosse Strecken so fest in das Leberparenchym hineingebacken ist, dass beide Organe gewissermassen nur ein Ganzes bilden. Am ausgeprägtesten finden wir diese Eigenthümlichkeit in der Helixleber, bei der schon eine gewisse Uebung dazu gehört, den Darm unverletzt aus der Leber herauszuholen. Wenn also der Chylus die Darmwand passirt hat, so trifft er auf die fest anschliessende Leber und wird hier noch einmal filtrirt, ehe er in den Blutsinus des Eingeweidesacks gelangt.

Mir scheint, dass durch diese Einrichtung das Fehlen des Pfortadersystems einigermassen wett gemacht wird.

Nach diesen Auseinandersetzungen wird es klar werden, warum ich in der Ueberschrift von einer Glycogenfunction des Gastropodenleber, analog der der Wirbelthierleber, spreche.

So wenig, wie das von der Wirbelthierleber gilt, soll es heissen, dass die Gastropodenleber vor den anderen Organen eine specielle Function (Glycogenaufspeicherung) voraus hat; denn in allen übrigen Geweben wird unter Umständen ebenfalls Glycogen aufgestapelt. Es soll aber heissen, dass sie zu dieser Aufhäufung mehr geeignet ist, als die übrigen Organe. Sie verhält sich vielen Stoffen gegenüber genau wie die Wirbelthierleber, indem sie dieselben wie ein Filter oder ein Reservoir festhält und ansammelt; wie die Wirbelthierleber Glycogen, Fett, metallische Gifte etc. festhält, so speichert die Gastropodenleber Glycogen, phosphorsauren Kalk[1]), Fett[2]), Taurin[3]), Harnstoff[4]) etc. auf.

Das Ergebniss dieser Untersuchung ist demnach, dass die

1) Barfurth, Ueber den Bau und die Thätigkeit der Gastropodenleber. Dieses Archiv. Bd. 22.

2) Krukenberg, Vergl. physiol. Studien an den Küsten der Adria. II. Abth. Heidelberg 1880. p. 41.

3) Krukenberg, l. c. p. 31.

4) Krukenberg, l. c. p. 32.

Gastropodenleber nicht nur eine Fermentdrüse, sondern durch ihre hervorragende Glycogenfunction ein Analogon der Wirbelthierleber ist.

Anmerkung. Nach Vollendung dieses Aufsatzes erschien die Arbeit von Hammarsten, die ich schon erwähnt habe. H. fand im Herbst in der Leber von Helix pomatia 1,75 % und 1,72 % Glycogen; bei Thieren, die im März aus dem Winterschlaf geweckt wurden, noch 0,429 %. Durch Brotfütterung habe ich also den Glycogengehalt der Leber ausserordentlich gesteigert (bei Helix p. auf 5,76 %); dass ich nach so langem Winterschlaf kein Glycogen mehr fand, erkläre ich mir daraus, dass meine Schnecken wärmer gehalten wurden. Auch Krukenberg fand bei Helix p. im Winterschlaf kein Glycogen (Vgl.-physiol. Studien. II. Reihe, 2. Abth. 1882. p. 61).

H. fand in der Helixleber eine Proteinsubstanz, das „Nucleoalbumin", welches als Verunreinigung des Schneckenmucins auftreten kann. Auf die hohe physiologische Bedeutung der von H. nachgewiesenen „Proteïde" soll später hingewiesen werden.

III. Ueber den gleichzeitigen Glycogengehalt verschiedener Gewebe des Kaninchens.

Aus mancherlei Gründen erschien es mir wünschenswerth, den Glycogengehalt in den verschiedenen Geweben eines Thieres gleichzeitig in verschiedenen Stadien der Verdauung zu bestimmen. Ein Einblick in die Vertheilung des Glycogens durch den ganzen Thierkörper und die Bestimmung des ersten Auftretens desselben in den verschiedenen Geweben muss für das physiologische Verständniss dieses merkwürdigen Stoffes förderlich sein. — Die Ergebnisse der Versuchsreihe, die ich darüber anstellte, sind nun zwar vielfach negativ, trotzdem in mancher Beziehung lehrreich und mögen deshalb mitgetheilt werden.

Als Versuchsthiere standen mir Kaninchen und Meerschweinchen zur Verfügung; ich wählte das erstere aus denselben Gründen, die Külz an einer Stelle[1]) entwickelt. Es wurden nur ausge-

1) Külz, Beiträge zur Lehre von der Glycogenbildung in der Leber. Pflüger's Archiv. 24. Bd. p. 6.

wachsene, möglichst gleich grosse Thiere verwandt; sie hungerten alle vor dem Versuch 6 Tage lang und bekamen dann reichlich Schwarz- und Weissbrot, was sie gierig frassen; die Fütterung geschah in bestimmten Zeitabschnitten (alle 12 Stunden).

Es wurden zur Untersuchung auf Glycogen folgende Organe verwandt: Leber, Muskeln, Gehirn, Darm, Haut, Knorpel und einmal Placenten und Embryonen eines trächtigen Thieres. Ich muss gleich gestehen, dass mir die Darstellung des Glycogens aus Haut und Knorpeln, die ganz sicher glycogenhaltig sind, nicht gelungen ist; ebensowenig habe ich aus dem Gehirn und dem Darm Glycogen darzustellen vermocht; freilich liess sich in diesen Organen auch durch die mikrochemische Methode mit Sicherheit das Glycogen nicht nachweisen. Wegen der zahlreichen Arbeiten, die bei diesen Versuchen nöthig sind und der Schnelligkeit, mit der alles gemacht werden muss, bedarf man dabei mehrerer Assistenten; mir waren die früher genannten Herren in freundlichster Weise behülflich.

Ich schildere jetzt unser Verfahren. Das Thier wurde durch den Genickschlag getödtet, der Schädel schnell aufgesägt, das Gehirn [1]) herausgenommen, sofort in siedendes Wasser geworfen und mit der Scheere zerschnitten. Dann wurde die Bauchhöhle eröffnet, die Leber herausgenommen, nach Entfernung der Gallenblase gewogen und in siedendes Wasser geschnitten. Hierauf entnahmen wir der Muskulatur des Bauches, der Brust, der Oberschenkeladductoren und des Zwerchfells Partien, die gewogen und dann in siedendes Wasser geschnitten wurden. In derselben Weise wurden Stücke der Haut behandelt. Um Knorpelsubstanz zu gewinnen, wurden die Gelenkenden des Femur, der Tibia und Fibula, des Humerus, und die knorpeligen Theile der Scapula von Muskulatur entblösst, mit der Knochenzange abgetrennt, in kleine Theile zerschnitten und in siedendes Wasser [2]) gebracht; dazu brachten wir später die von den anhaftenden Gewebstheilen befreiten Knorpel

1) Das Gewicht des Gehirns wurde in den zwei ersten Versuchen bestimmt und durchschnittlich = 10,0 gefunden; bei den anderen Versuchen wurde es nicht mehr gewogen, um keine Zeit zu verlieren.

2) Ich habe aus den Knorpeln, wie gesagt, kein Glycogen gewinnen können; auch Jaffe (bei Neumann, Archiv f. mikr. Anatomie. Bd. 14. p. 59) ist nicht glücklicher gewesen. Dagegen gelang es Paschutin (Centralblatt für die

der untern Rippen, des Processus xiphoides, des Ohres, des Kehlkopfes und der Trachea. Placenten und Embryonen wurden mit der Scheere direct in siedendes Wasser hineingeschnitten. Von Tractus intestinalis wurden Theile der gereinigten Magen-, Zwölffingerdarm-, Dünndarm- und Dickdarmwand in derselben Weise behandelt. Stets wurde (vom Gehirn abgesehen) das Gewicht bestimmt. Die Organe wurden nach wiederholtem Auskochen oder wenn die Decocte keine Jodreaction mehr gaben (Muskeln), in der Reibschale zerrieben, weiter ausgekocht und endlich mit verdünnter Kalilauge[1]) (5 Tropfen Zusatz) weiter behandelt. Vom fast sämmtlichen Organen der Thiere wurden vor dem Wägen kleine Stücke in absolutem Alkohol für die mikrochemische Untersuchung aufbewahrt.

Bevor ich die Versuchsergebnisse zusammenstelle, berichte ich über die mikrochemischen Befunde an den Organen, die zu den einzelnen Versuchen benutzt wurden und einige Besonderheiten.

Versuch XII[2]). 29. Aug. 1884. Das Kaninchen erhielt nach 6tägiger Fastenzeit Schwarzbrot und wurde nach $5^1/_2$ Std. getödtet. Der Darm war in lebhafter Thätigkeit, stark contrahirt. Die Leberzellen gaben mit Jodlösung intensive Glycogenreaction, obgleich die Leber nur 0,2525 Glycogen enthielt. Das Glycogen durchdrang das Protoplasma diffus, zeigte

---

med. Wiss. Nr. 40. 1884) durch Kochen mit alkalihaltigem Wasser aus den Knorpeln etwa dieselbe Menge Glycogen, wie aus Muskeln, darzustellen. — Aus der Chorda dorsalis hat Jaffe das Glycogen dargestellt. — Paschutin fand auch Glycogen in den Knochen erwachsener Hunde und im embryonalen Skelet (p. 692).

1) Külz (Pflüger's Archiv. Bd. 24. p. 70) hat diese Methode gerechtfertigt. Ich habe mich in einem Falle überzeugt, dass das Auskochen mit Wasser beim Muskel nicht genügt. Eine zerschnittene, sorgfältig gemischte Muskelsubstanz wurde in zwei Portionen getrennt mit Wasser und verdünnter Kalilauge behandelt. Durch letztere Methode erhielt ich 0,081 %, durch erstere 0,068 % Glycogen. — Die beste aber auch langwierigste Methode, das Glycogen der Muskeln zu gewinnen, ist wohl die von Boehm (Pflüger's Archiv. Bd. 22. p. 47); er extrahirt zuerst 3 mal mit siedendem Wasser und kocht dann 12 Stunden im eisernen festverschlossenen mit Sicherheitsventil versehenen Kessel. Bei einer Versuchsreihe muss man natürlich dieselbe Methode beibehalten; dadurch werden auch etwaige Fehler ausgeglichen.

2) Die Versuche sind bei Zusammenstellung einer andern Tabelle verwerthet und nach jener Tabelle numerirt. Ich gebe ihnen deshalb die Nummer jener Tabelle, um sie nicht doppelt zu bezeichnen.

nicht die eigenthümliche Lagerung an einer nach der Lebervene zu gerichteten Zellseite, die an sehr glycogenreichen Lebern nach längerer Fütterung beobachtet wird.

In einzelnen Muskelfasern am Proc. xiphoides und im Zwerchfell fand sich Glycogen, obgleich quantitativ aus den Muskeln nichts gewonnen wurde.

In den Knorpelzellen (falsche Rippen, Ohknorpel, Gelenkknorpel) fand sich Glycogen, was vielleicht Restglycogen war.

Versuch XI. 11. Septbr. 1884. Das Thier wurde 12 Std. nach der Fütterung getödtet. In der Leber, die 0,2614 Glycogen enthielt, wurden Partien gefunden, die bei der mikrochemischen Untersuchung glycogenfrei waren. In andern Acini durchdrang es die Leberzellen diffus und wieder in andern lag es an derselben Seite der Zellen, nach dem Centrum des Acinus zu. In den Haarwurzelscheiden der Cutis wurde mikrochemisch Glycogen gefunden.

In den Muskeln des Zwerchfells und der Brust war mikrochemisch etwas Glycogen nachweisbar, obgleich die quantitative Analyse resultatlos blieb. In den Bauch- und Oberschenkelmuskeln war mikrochemisch kein Glycogen nachzuweisen.

In den Gelenkknorpelzellen fand sich Glycogen.

Weder im Gehirn selbst noch in der Pia mit ihren Gefässen war mikrochemisch Glycogen nachweisbar.

Versuch I. 27./9. 84. Die erste Abkochung der Knochen und Knorpel gab deutliche Glycogenreaction, es wurde trotzdem nachher kein Glycogen gewonnen. Mikrochemisch fanden sich unregelmässige Schollen von Glycogen in den Knorpelzellen des Proc. xiphoides, der Rippenenden und der Gelenkknorpel.

In der Leber wurden fast alle Zellen glycogenreich gefunden.

In der Bauchmuskulatur fand sich sehr wenig Glycogen.

Im Gehirn, dem N. ischiadicus, in der Magen- und Darmwand, der Milz, den Lungen und dem Herzen fand ich kein Glycogen. Die Wurzelscheide wachsender Haare enthielt Glycogen.

Versuch III. 7. Oct. 1884. Der erste Siedwasserauszug des Gehirns gab eine zweifelhafte Glycogenreaction; ebenso der der Knorpel. Das erste Decoct der Haut gab aber eine sehr deutliche Glycogenreaction. Ich habe deshalb gerade die Haut sehr sorgfältig weiter behandelt und bekam schliesslich nach Fällung mit Alkohol einen weissen flockigen Niederschlag, der genau dem aus Muskeln gewonnenen entsprach. Ich habe den Niederschlag gesammelt, gewogen und darauf die Glycogenreactionen mit ihm angestellt. Die Lösung opalescirte leicht, gab deutliche Jodreaction, lieferte aber auf Zusatz von Speichel keinen Zucker, weshalb ich die Diagnose auf Glycogen nicht stellen konnte. Auf Zusatz einer stark alkalischen Lösung von Kupfersulfat entstand eine etwas bläuliche Purpurfarbe, die auf Eiweiss hinwies; dagegen sprach aber die Braunfärbung auf Jodzusatz.

Uebersicht

Nr.	Fasten-zeit	Fütte-rung	Getödtet nach	Leber			Muskeln			Placenten		
				Gewicht	Glycogen	%	Gewicht	Glycogen	%	Gewicht	Glycogen	%
XII.	6 Tage	Schwarz-brot	$5^1/_2$ Std.	56,4	0,2525	**0,45**	68,2	0	0			
XI.	„	Weiss-brot	12 Std.	53,7	0,2614	**0,49**	51,0	Mikro-chemisch i. Zwerch-fell	Spu-ren			
I.	„	„	24 Std.	98,0	6,7686	**6,91**	224,5	0,1143	**0,051**			
III.	„	„	36 Std.	92,0	4,3124	**4,69**	183,0	0,1452	**0,081**			
II.	Thier im Gleichgewicht des Stoffwechsels, wog 2046,0			80,5	4,7618	**5,60**	84,0	0,0556	**0,066**			
V.	Ohne Vorbereitung direct aus dem Stalle, wog 2182,0			90,0	2,3086	**2,53**				9,0	0,3250	**3,61%**

In den untersuchten Muskelstückchen aus dem Zwerchfell, den Bauch- und Brustmuskeln und den Oberschenkeladductoren der hinteren Extremität fand sich mikrochemisch ziemlich viel Glycogen, aber ungleichmässig vertheilt; manche Muskelfasern sind ganz frei, andere ganz voll; dazwischen Uebergänge. Auch einzelne ganze Muskelbündel sind glycogenfrei. Im Zwerchfell waren die äusseren Partien bevorzugt, die inneren Fasern enthielten wenig oder gar kein Glycogen. In der Muskulatur der Blase fanden sich Spuren von Glycogen; im Herzen nichts.

In den Knorpelringen der Trachea, im Knorpel des Proc. xiphoides, in den Rippenknorpeln, im hyalinen Gelenkknorpel des Femur, im Ohrknorpel und in den Knorpeln der falschen Rippen war viel Glycogen enthalten, obgleich die Darstellung desselben auch hier nicht gelang.

In der Wand des Tractus intestinalis war kein Glycogen mikrochemisch nachzuweisen; ebensowenig im Gehirn und grösseren Nerven.

Versuch II. 23./10. 84. In der Darmwand dieses Thieres fand ich viele Trichinen, die alle massenhaft Glycogen enthielten.

In der Muskulatur des Herzens, in der Venen- und Arterienwand, in der Lunge, dem Fettgewebe und dem Hoden war mikrochemisch kein Glycogen nachzuweisen.

der Versuche.

Embryonen			Gehirn		Knorpel		Darm		Haut		Bemerkungen.
Gewicht	Glycogen	%	Gewicht	Glycogen	Gewicht	Glycogen	Gewicht	Glycogen	Gewicht	Glycogen	
			10,3	0	12,3	Mikrochemisch nachweisbar	35,0	0	—	—	
			9,9	0	22,3		Mikrochemisch	0	46,0	Mikrochemisch nachweisbar	
			—	0	21,0		18,6	0	86,0	„	
			—	0	25,0		25,3	0	—	„	
			—	Zweifelhafte Jodreaction	25,5		Mikrochemisch	0	—	„	
8,6	0,0202	0,23%									Hatte längere Zeit schlechte Nahrung (Bohnenstroh) bekommen.

Die erste Abkochung des Gehirns gab wieder eine zweifelhafte Jodreaction; trotz der grössten Sorgfalt habe ich aber weder nach der Brücke'schen Methode noch mikrochemisch Glycogen gefunden.

Versuch V. 12./11. 84. Getrieben von dem Wunsche mir das Glycogen in der Placenta einmal anzusehen, nahm ich zu diesem Versuche ein trächtiges Thier. Seine Nahrung war 8 Tage hindurch schlechter Art gewesen (Bohnenstroh), trotzdem war es noch ziemlich fett. Ich bestimmte den Glycogengehalt von Leber, Placenten und Embryonen; auf die Verarbeitung der Muskeln musste ich verzichten, weil ich keinen Assistenten hatte. Die Resultate dieser Glycogenbestimmungen sind sehr interessant; man findet sie auf der Tabelle. Leider habe ich den Versuch nicht wiederholen können, da mir kein trächtiges Thier mehr zur Verfügung stand.

Die Lösung des Placentenglycogens färbte sich auf Jodzusatz intensiv braunroth, die des Embryonenglycogens erhielt eine bräunliche Färbung mit einem Stich in's Violette.

Ueber die mikrochemischen Befunde an den Embryonen und Placenten berichte ich an anderer Stelle.

Die Zahlen bestätigen deutlich die schon von Luch-

singer[1]) hervorgehobene Thatsache, dass „man öfter in der Leber schon ansehnliche Mengen Glycogen nach den Injectionen finden kann, in der Leber aber noch keine Spur". Boehm[2]) gibt an, dass er bei der Katze das meiste Muskelglycogen „stets bei den in der Verdauung begriffenen Thieren 2—3 Stunden nach einer reichlichen Fleischfütterung" erhielt. In einem Falle bestimmte er gleichzeitig den ungewöhnlich grossen Glycogengehalt der Muskeln und den der Leber einer Katze, die während der Verdauung getödtet war und fand in den Muskeln 0,99 %, in der 213,3 schweren Leber 16,0 Glycogen. Genauere Angaben über Fütterung, Zeit der Tödtung des Thieres nach der Fütterung u. s. w. fehlen, weil sie offenbar für den Zweck Boehm's ohne Belang waren.

Auffallend sind die geringen Glycogenmengen, die ich in den Muskeln fand. Ich schreibe das dem Umstande zu, dass ich grössere Partien sehr glycogenarmer Muskeln (Bauchmuskeln, Oberschenkeladductoren) verwandte und dass sich die Thiere in ihren Behältern ausgiebig bewegen konnten. Da die Zahlen zu klein sind, will ich absichtlich keine weitern Schlüsse aus denselben siehen.

Dass ich aus der Haut und den Knorpeln kein Glycogen erhielt, obgleich sich auf andere Weise[3]) ganz sicher kleine Glycogenmengen in diesen Geweben nachweisen liessen, mag daran liegen, dass der sich beim Kochen bildende Leim die geringen Glycogenmengen einschloss und nicht mehr losliess. Vom Gehirn und Darm darf man solche oder eine ähnliche Erklärung nicht geltend machen, da in diesen Organen auch durch mikrochemische Untersuchung mit Sicherheit Glycogen nicht nachgewiesen werden konnte. Da das Gehirn in kaum einer Minute nach dem Tode herausgeholt und in das siedende Wasser gebracht wurde, auch beim Kochen sehr leicht zerfiel, so kann ich nicht annehmen, dass mir in demselben vorhandenes Glycogen entgangen wäre.

Sehr bemerkenswerth ist es, dass sich beim trächtigen Kaninchen in den Placenten ein so grosser Glycogengehalt, verglichen mit dem der mütterlichen Leber und dem der Embryonen, fand.

---

1) Luchsinger, Experimentelle etc. p. 24.

2) Boehm, a. a. O. p. 50, 51.

3) Vgl. oben p. 300.

IV. Die Beziehung des Glycogengehalts einer Leber zu Grösse und Gewicht derselben.

Zahlreichen Beobachtern (Wolffberg[1]), Boehm und Hoffmann[2]), Külz[3]) u. a.) ist es aufgefallen, dass glycogenreiche Lebern grösser und schwerer sind, als glycogenarme. Boehm und Hoffmann theilen eine grosse Reihe von Gewichtsbestimmungen der Leber und ihres Kohlehydratbestandes mit, aus denen hervorgeht, „dass in der Regel sehr hohes Lebergewicht mit einem hohen Kohlehydratgehalt einhergeht." Sie fanden ferner, dass glycogenreiche Lebern nicht nur voluminöser, sondern auch „weicher und heller gefärbt sind als glycogenarme." Ganz denselben Befund theilt Afanassiew[4]), der an Hundelebern operirte, mit. Da Boehm und Hoffmann als Versuchsthier die Katze benutzt hatten, so schien es mir von Interesse einen Frugivoren, das Kaninchen, etwas genauer auf diesen Punkt hin zu untersuchen. Mac Donnel[5]) berichtet, dass die Leber von Carnivoren (Katze) bedeutend grösser, aber ärmer an Glycogen ist, als die der Herbivoren (Kaninchen). Das Lebergewicht hungernder Kaninchen beträgt nach H. Nasse[6]) im Mittel 4,35%, das gefütterter Kaninchen 3,51% des Körpergewichts. Boehm und Hoffmann fan-

---

1) Wolffberg, Ueber den Ursprung und die Aufspeicherung des Glycogens im thierischen Organismus. Zeitschrift für Biologie. 1876. p. 266 ff.

2) Boehm und Hoffmann, Beiträge zur Kenntniss des Kohlehydratstoffwechsels. Archiv f. exp. Path. und Pharm. 8. Bd. 1877. p. 271 ff. Siehe die Tabelle p. 286, 287.

3) Külz, Beiträge zur Glycogenbildung in der Leber. Pflüger's Archiv. 24. Bd. 1881. p. 1 ff. (p. 8).

4) Afanassiew, a. a. O. Pflüger's Archiv. 30. Bd. 1883. p. 385 ff. (p. 394, 395).

5) Mac Donnel, Recherches sur la substance amyloïde etc. Journal de la physiol. T. 6. 1863. p. 554 ff. (p. 561).

6) H. Nasse, Ueber einige Verschiedenheiten im Verhalten der Leber hungernder und gefütterter Thiere. Archiv d. Vereins f. gemeinschaftl. Arb. 4. Bd. 1860. Schon H. Nasse fand die Hungerleber braunroth und fest, die Leber gefütterter Thiere grauroth, heller und mürber (p. 78).

den bei der Katze viel grössere Schwankungen; das Lebergewicht betrug $^1/_{16}$—$^1/_{54}$ des Körpergewichts.

Da Külz in einer Anzahl ausgezeichneter Untersuchungen nachgewiesen hat, dass für den Glycogengehalt der Leber die Verdauungsphase, also die Zeit nach der Nahrungsaufnahme, von grösster Bedeutung ist, so habe ich gerade diesem Umstande sorgfältig Rechnung getragen. Zu meinen Versuchen habe ich immer nur ausgewachsene Thiere mit dem Durchschnittsgewicht von ca. 1500,0 verwandt; bei einigen erheblich schwereren Thieren ist das Gewicht besonders bemerkt. Aus gewissen Gründen habe ich von drei Thieren mit verschiedenem Glycogengehalt zugleich das Trockengewicht bestimmt. Dasselbe hat Afanassiew[1]) gethan; ich bemerke dazu, dass meine Bestimmungen schon ausgeführt waren, als ich die Arbeit von Afanassiew kennen lernte.

Die Versuchsreihe bestätigt das von Boehm und Hoffmann bei der Katze gefundene Ergebniss, dass glycogenreiche Lebern schwerer sind als glycogenarme. Lasse ich den letzten Versuch (XIII) ausser Acht und theile die übrigen Versuche in drei Gruppen, so ergibt sich folgendes:

Die 4 Lebern mit grösstem Glycogengehalt wiegen zusammen 374,5 und enthalten 19,8546 Glycogen.

Die 4 Lebern mit mittlerem Glycogengehalt wiegen zusammen 322,3 und enthalten 6,1671 Glycogen.

Die 4 Lebern mit geringstem Glycogenhalt wiegen zusammen 215,9 und enthalten 1,7730 Glycogen.

Das Verhältniss der Lebergewichte dieser 3 Gruppen = 1 : 1,5 : 1,8.
„ „ „ Glycogengewichte „ „ „ = 1:3,5:11,2.

Ferner bestätige ich die Angabe von Külz (p. 8), dass glycogenreiche Kaninchenlebern voluminöser sind als glycogenarme, sowie die Beobachtung von Boehm und Hoffmann[2]) (Katze) und Afanassiew[3]) (Hund), dass Lebern mit grossem Glycogengehalt mürber und meist etwas heller gefärbt sind, als glycogenarme.

Meine Bestimmungen des Trockengewichts von Lebern mit verschiedenem Glycogengehalt ergeben zum Theil wesentlich andere Zahlen als die von Afanassiew angestellten.

---

1) Afanassiew a. a. O. p. 408, 409.

2) A. a. O. p. 287, 288.

3) A. a. O. p. 394, 395.

Uebersicht der Versuche über das Verhältniss des Gewichts der frischen Kaninchenleber zum Gewicht des in ihr gebildeten Glycogens.

Nr.	Fasten-zeit	Fütte-rung	Getödtet nach	Organ	Gewicht der frischen Substanz	Glycogen (bei 100° getrocknet) Gewicht	Glycogen (bei 100° getrocknet) % der frischen Leber	Bemerkungen
I.	6 Tage	Weiss-brot	24 Stund.	Leber	98,0	6,7686	6,91	
II.	Thier im Gleichgewicht des Stoffwechsels, wog 2048,0			„	80,5	4,7618	5,60	
III.	6 Tage	Weiss-brot	36 Stund.	„	92,0	4,3124	4,69	
IV.	0	Schwarz-brot	12 Stund.	„	104,0	4,0118	3,86	Das Thier hatte vor der Brotfütterung nicht gefastet!
V.	Ohne Vorbereitung direct aus dem Stalle, wog 2182,0			„	90,0	2,3086	2,53	Trächtiges Weibchen!
VI.	6 Tage	Weiss-brot	19 Stund.	„	91,4	1,7451	1,69	Trächtiges Weibchen!
VII.	„	„	24 Stund.	„	65,7	1,0213	1,55	
VIII.	„	Schwarz-brot	19 Stund.	„	75,2	1,0921	1,45	
IX.	„	„	24 Stund.	„	58,3	0,8412	1,44	
X.	„	„	8 Tagen	„	47,5	0,4179	0,88	Das Thier bekam während 8 Tagen nur Schwarzbrod!
XI.	„	Weiss-brot	12 Stund.	„	53,7	0,2614	0,49	
XII.	„	Schwarz-brot	$5^1/_2$ Std.	„	56,4	0,2525	0,45	
XIII.	$7^1/_2$ Tage	0	0	„	38,0	0	0	

Uebersicht der Versuche über das Verhältniss des Gewichts der bei 100° C. getrockneten Kaninchenleber zum Gewicht des in ihr gebildeten Glycogens.

Nr.	Fasten-zeit	Fütte-rung	Getödtet nach	Organ	Gewicht der frischen Substanz	Gewicht der bei 100° C. getrockne-Substanz	In 100 Th. frischer Substanz ist trocken	Glycogen		
								Gewicht	% der frischen Substanz	% der trocknen Substanz
II.	Thier im Gleichgewicht des Stoffwechsels, wog 2048,0			Leber	22,9468	7,3339	**31,96%**	1,7618	5,60%	**17,52%**
V.	Ohne Vorbereitung direct aus dem Stalle, wog 2182,0			„	31,3000	8,5386	**27,28%**	2,3086	2,53%	**9,28%**
XIII.	7½ Tage	0	0	„	17,7468	4,3510	**24,51%**	0	0	**0**

Ich stelle die entsprechenden Zahlen, die von Afanassiew bei der Hundeleber, von mir bei der Kaninchenleber gefunden wurden, zusammen.

	Thier	Wasser	Glycogen	N-haltige Substanzen, Fett und Salze.
I.	Hund	75,50%	16,00%	8,50%
	Kaninchen	68,04%	5,60%	26,36%
II.	Hund	67,70%	4,27%	28,03%
	Kaninchen	72,72%	2,53%	24,75%
III.	Hund	70,40%	0,92%	28,68%
	Kaninchen	75,49%	0,00%	24,51%

Bei meinen Versuchen ergibt sich eine gleichmässige Zunahme des Glycogens, sowie der Eiweisssubstanzen etc., dagegen eine entsprechende Abnahme des Wassergehalts, so dass die Hungerleber am meisten Wasser, die gut genährte Leber am meisten Trockensubstanz enthält.

Bei den Versuchen Afanassiew's dagegen findet sich der grösste Gehalt an Eiweisssubstanzen beim Hungerthier, der grösste Wassergehalt verbunden mit dem grössten Gehalt an Glycogen und dem kleinsten an Eiweisssubstanzen.

Afanassiew's Ergebnisse stimmen mehr mit denen von

Bidder und Schmidt, die meinigen mehr mit denen von Voit[1]) überein. Da Afanassiew und ich aber an verschiedenen Thieren und unter ungleichen Bedingungen gearbeitet haben, auch die Versuchsreihe sehr klein ist, so wäre es absolut zwecklos, die Differenzen weiter zu discutiren. Es muss weiteren zahlreicheren Versuchen überlassen bleiben das richtige zu finden; ich will aber nicht unterlassen mein Verfahren bei den Trockenbestimmungen mitzutheilen. Ich habe die Leber in einer Porcellanschale in kleine Stücke zerschnitten, diese gut untereinander vermischt und von dem Gemisch eine Portion zur Bestimmung des Trockengewichts, eine andere zur Bestimmung des Glycogens verwandt; kleinere Stücke dienten wie immer zur mikrochemischen Untersuchung. Die Fehler, die durch dieses Verfahren herbeigeführt werden, dürften sich bei lediglich vergleichender Arbeit ausgleichen; das Zerkleinern und Mischen aber ist unumgänglich. Die Substanz trocknete im Trockenschrank bei 100° C., wurde dann zum Pulver zerrieben und weiter bis zu constantem Gewicht getrocknet.

Ein Blick auf die Tabelle lehrt noch, dass die Glycogenaufspeicherung, wie schon Külz bemerkt hat (p. 10), nicht nur „von der chemischen Natur des einzuführenden Stoffes, wie von der Versuchsdauer und dem Körpergewicht", sondern sicher noch von einer Reihe „weniger bekannter Momente" abhängig ist. Zu letzteren scheinen einseitige Nahrung (X) und ein trächtiger Uterus (VI) zu gehören. Dass übrigens gleiche Versuchsdauer bei meinen Kaninchen zuweilen so ungleiche Glycogenmengen ergab, liegt offenbar an der Art der Fütterung. Die Thiere bekamen ihr Futter alle 12 Stunden, aber sie fressen natürlich ungleichmässig. Exacte Versuchsreihen durch Injection u. s. w. zu erzielen, lag ja nicht in meiner Absicht, da diese von Külz in unübertrefflicher Weise schon geliefert sind.

1) Man vergleiche dazu die Auseinandersetzungen von Voit (Hermann's Handbuch der Physiologie VI. Bd. p. 95 ff.).

V. In welchem Gewebe der Gastropoden tritt das Glycogen nach einer Fütterung zuerst auf?

Die Wirbelthierleber häuft nicht nur das Glycogen in ganz hervorragendem Masse in sich auf, sie scheint auch das Organ zu sein, in dem es nach der Nahrungsaufnahme zuerst auftritt, und ist nach Ansicht mancher Forscher die eigentliche Bildungsstätte desselben. Claude Bernard[1]) war von letzterer Anschauung so durchdrungen, dass er nach Auffindung des Glycogens in der Placenta in der letztern eine Art provisorischer Leber sah und von „plaques hepatiques de l'amnios" sprach. Rouget[2]) trat dieser Auffassung sehr bestimmt entgegen: „Il n'y a lieu, de voir là (im Amnion und der Placenta) un organe hépatique temporaire, ni une fonction nouvelle du placenta. L'existence de la substance amylacée indique non une nouvelle fonction d'organe, mais une nouvelle propriété de tissu."

Auch Luchsinger[3]) verlegt den Ort der Glycogenbildung in die Leber. Die Thatsache, dass Glycogen in vielen anderen Geweben mit Sicherheit nachgewiesen ist, kann direct nicht gegen die Auffassung, dass die Leber das eigentliche glycogenbildende Organ sei, verwerthet werden, obgleich sie einen wichtigen Einwand dagegen abgibt. Es liesse sich immerhin denken, dass das Glycogen den übrigen Organen durch den Blutstrom[4]) zugeführt würde. Von grosser Wichtigkeit ist deshalb der von Külz[5]) gelieferte Nachweis, dass nach Exstirpation der Leber bei Fröschen die Muskeln selbständig Glycogen bilden.

Gelegentliche Beobachtungen an Helix pomatia und Arion

---

1) Claude Bernard, Sur une nouvelle fonction du placenta. Journal de la physiologie. 1859. p. 31 ff. (p. 32).

2) Rouget, Des substances amyloïdes etc. Journal de la physiologie 1859. p. 308 ff. (p. 321).

3) Luchsinger, Zur Glycogenbildung in der Leber. Pflüger's Archiv. 8. Bd. 1874. p. 289 ff. (p. 303).

4) Külz, Ueber den Einfluss angestrengter Körperbewegung auf den Glycogengehalt der Leber. Pflüger's Archiv. 24. Bd. p. 41 ff. (p. 43). Derselbe gibt auch hierauf bezügliche Literaturmittheilungen an (p. 43. Anm.).

5) A. a. O. p. 64 ff.

empiricorum hatten mich nun überzeugt, dass bei diesen Gastropoden nicht das eigentliche Leberepithel, sondern die Zellen der Bindesubstanz als diejenigen Gewebselemente hervorragen, in denen zuerst Glycogen aufgestapelt wird. Ich beschloss aber diese Thatsache durch eine Anzahl ganz genauer Versuche besonders zu erhärten. Zum Versuchsthier wählte ich Limax variegatus, nicht nur weil diese Species sich gut in der Gefangenschaft hält, sondern auch ganz besonders, weil ich gemerkt hatte, dass bei diesen Thieren sehr wenig Bindesubstanz vorhanden ist, und deshalb das Glycogen sehr bald im Leberepithel selber auftritt. Liess sich also bei dieser Art feststellen, dass trotz der ungünstigen histologischen Verhältnisse das Glycogen zuerst in den Plasmazellen der Bindesubstanz nachweisbar ist, so war das Ergebniss um so schlagender.

Die Art und Weise, wie ich diese Versuche angestellt habe, wurde schon oben von mir erläutert. Es sei nur noch einmal hervorgehoben, dass die Thiere so lange hungerten, bis sie sicherlich glycogenfrei waren, dass ich aber trotzdem an einem Controlthier, welches bei Beginn des Versuchs in absolutem Alkohol conservirt wurde, den Nachweis lieferte, dass die Gewebe in der That keine Spur von Glycogen mehr enthielten; dass ferner nur solche Thiere zum Versuche verwandt wurden, die innerhalb drei Minuten nach Beginn desselben zu fressen begannen und solche, die nicht wenigstens 10 Minuten lang frassen, wieder entfernt wurden. Die ersten Spuren von Glycogen treten in der 9. Stunde nach Beginn der Nahrungseinnahme auf; individuelle Verschiedenheit kommen auch bei diesen Thieren vor. Die Versuchsthiere wurden nach Abschluss des Versuchs in Zwischenzeiten von einer Viertelstunde durch einen vorsichtig zu führenden Längsschnitt getödtet, dann zu den in der Tabelle bemerkten Untersuchungen benutzt und hierauf in absolutem Alkohol für die mikrochemische Untersuchung aufbewahrt. (S. die Tabelle auf den beiden folgenden Seiten.)

Diese Tabelle liefert in der That den Beweis, dass das Glycogen bei den Gastropoden zuerst in der Bindesubstanz auftritt, und dass die specifischen Elemente der Organe erst später Glycogen aufzuspeichern beginnen.

Für die mikrochemische Untersuchung bemerke ich, dass man sich nicht begnügen darf, ein oder einige Läppchen der Leber zu untersuchen; in manchen Präparaten würde man dann kein

Ueber-

der Versuche über das erste Auftreten des Glycogens in den nach Beginn

Versuch.	Limax variegatus. Grösse des Thieres.	Gefastet.	Art der Nahrung.	Untersucht nach Beginn des Fressens.	Des Darminhalts: Menge.	Farbe.	Reaction.	Zuckergehalt.	In der Bindesubstanz: der Leber	d. Fusses	d. Gefässe	d. Darmes	der Haut.
I a. 3./1. 85	klein	40 Tage	Zuckerreiches Weissbrot	$8^3/_4$ Stunden	viel	weiss	sauer	viel	+	−	−	−	−
I b. 3./1. 85	gross	„	„	9 Std.	„	„	„	„	+	+	−	−	−
I c. 3./1. 85	„	„	„	9 „	„	grauweiss	„	„	+	+	−	−	−
II a. 26./12. 84	„	30 Tage	„	$9^1/_4$ „	„	„	„	„	+	+	−	−	−
II b. 26./12. 84	„	„	„	$9^1/_2$ „	„	„	„	„	+	+	−	−	−
II c. 26./12. 84	klein	„	„	$9^3/_4$ „	„	„	„	„	+	+	+	−	−
II d. 26./12. 84	„	„	„	10 „	„	„	„	„	+	+	+	+	−
III a. 31./12. 84	sehr gross	37 Tage	„	9 „	„	weiss	„	„	+	+	+	+	+
III b. 31./12. 84	„	„	„	9 „	„	„	„	„	+	+	+	+	+
III c. 31./12. 84	„	„	„	9 „	„	„	„	„	+	+	+	+	+
IV a. 15./12. 84	„	21 Tage	„	10 „	„	„	„	„	+	+	−	−	−
IV b. 15./12. 84	„	„	„	$10^1/_4$ „	„	„	„	„	+	+	+	+	−
IV c. 15./12. 84	„	„	„	$10^1/_2$ „	„	„	„	„	+	+	+	+	−
VI d. 15./12. 84	„	„	„	$10^3/_4$ „	„	„	„	„	+	+	+	+	+
V a. 29./12. 84	gross	33 Tage	„	11 „	„	„	„	„	+	+	+	+	+
V b. 29./12. 84	„	„	„	13 „	„	„	„	„	+	+	+	+	+
V c. 29./12. 84	„	„	„	16 „	wenig	„	„	„	+	+	+	+	+
V d. 29./12. 84	„	„	„	17 „	„	„	„	„	+	+	+	+	+
V e. 29./12. 84	„	„	„	24 „	„	bräunlich	„	wenig	+	+	+	+	+
VI. 14./11. 84	„	28 Tage	„	3 Tage	„	„	„	„	+	+	+	+	+
VII. 7./12. 84	Helix pomatia	82 Tage	Schwarzbrot	5 Tage	„	„	„	„	+	+	+	+	+

Glycogen finden, während es in der That in der Leber, und zwar im interstitiellen Gewebe, schon vorhanden ist.[1]) Am besten ist es, Querschnitte durch das ganze untere Ende der Leber zu führen

1) Hiernach ist meine Angabe in den Sitzungsberichten der Niederrhein. Gesellschaft für Natur- und Heilkunde (19. Jan. 1885) zu berichtigen.

sicht

verschiedenen Geweben von Schnecken zu einer bestimmten Zeit des Fressens.

Glycogen wurde gefunden: Im animalen Gewebe der Drüsen: Leber	Speicheldrüse	Zwitterdrüsen	Eiweissdrüse	Niere.	der Muskeln: des Fusses	der Fühler	der Zunge.	der nervösen Elemente: der Schlundganglien	der peripheren Nerven.	In den Epithelien: des Darmes	d. Vas deferens	d. Penis.	Bemerkungen
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Stärkekörner in den Leberfollikeln.
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Wie oben.
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Wie oben.
+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	
+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	
+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Wie oben.
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Wie oben.
+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	
+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	Wie oben.
+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	Wie oben.
+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	Wie oben.
+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	Wie oben.
+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	
+	+	+	+	+	+	—	+	+	—	+	+	+	
+	+	+	+	+	+	—	+	+	—	+	+	+	

und in Jodgummi zu untersuchen. Auf diese Weise erhält man die Gewissheit, dass in der Bindesubstanz der Leber zuerst, unmittelbar darauf in der des Fusses das Glycogen auftritt und dann nach und nach auch in den Plasmazellen der übrigen Organe erscheint. Die Grösse der Thiere scheint hierbei von keinem Einfluss zu sein.

VI. Die Beziehung des Glycogens zur Secretion der Drüsen[1]).

Das eigenthümliche Verhalten des Glycogens zur Drüsenthätigkeit habe ich zuerst und am besten an den Speicheldrüsen der Gastropoden beobachten können; es mag dasselbe deshalb zunächst besprochen werden.

Was die Histologie dieser Drüsen anbetrifft, so verweise ich auf meine früheren Angaben. Nach kürzerer oder längerer (1—5-tägiger) Brotfütterung zeigen die secernirenden Zellen der Gattungen Helix, Limax u. a. folgende Eigenthümlichkeiten. Viele Zellen beherbergen in ihrem Innern zahlreiche grössere und kleinere Glycogenklümpchen, zwischen denen nur wenige nach Jodbehandlung gelb gefärbte glänzende Kügelchen (Secretkugeln) auftreten; die Zellen sind also sehr reich an Glycogen, sehr arm an Secret. Andere Zellen dagegen sind ganz vollgepfropft mit glänzenden gelben Sekretkügelchen, sind aber im Innern ganz glycogen-

1) Nach Vollendung des folgenden Aufsatzes erschien eine Arbeit von Hammarsten (Studien über Mucin und mucinähnliche Substanzen, Pflüger's Archiv. 36. Bd. 1885. p. 373 ff.), die sehr wichtige Ergebnisse bringt. Nach ihm gibt es namentlich in drüsigen Organen zusammengesetzte Proteïnsubstanzen (Nucleoalbumine, Proteïdsubstanzen), durch deren Zerfall eiweissartige Körper und Kohlehydrate entstehen. Das Mucin z. B. ist nach Hammarsten ein besonderes Protoplasmaproteïd, aus dem sich ein Kohlehydrat abspalten lässt. Aus dem „Glycoproteïd" der Eiweissdrüse von Helix pomatia stellte Hammarsten ausser Eiweiss ein Kohlehydrat dar, welches allem Anscheine nach zu derselben Gruppe gehörte wie die Dextrine und das Glycogen; da dieses Kohlehydrat aber eine linksdrehende Substanz ist, nennt H. sie „thierisches Sinistrin." H. stimmt in der Hauptsache mit Krukenberg überein, der schon viel früher eine Entstehung von Kohlehydraten aus Eiweisssubstanzen im Thierkörper nachwies, sieht aber als Muttersubstanzen der abgespaltenen Kohlehydrate nicht genuine Eiweisskörper, sondern zusammengesetztere Stoffe, Proteïde, an. — Ich glaube, dass hiernach die folgenden Mittheilungen, besonders die über die Speicheldrüsen der Gastropoden, noch ein erhöhteres Interesse darbieten.

frei; nur die bindegewebige Hülle kann bei diesen, wie auch den sämmtlichen übrigen Zellen mit einer dünneren oder dickeren Glycogenschicht versehen sein. Diese Zellen sind also sehr reich an Sekret, aber sehr arm an Glycogen. Zwischen beiden beschriebenen Arten von Zellen gibt es nun zahlreiche Uebergänge, je nachdem der Gehalt an Glycogen oder an gebildetem Secret überwiegt. Dass die beschriebenen gelben Kugeln in der That Secrettröpfchen sind, ergibt sich daraus, dass man sie nur in bestimmten Stadien der Verdauung findet.

An den erwähnten Zellen findet man nun noch weitere Eigenthümlichkeiten. Durch die Untersuchungen von Heidenhain[1]), Pflüger[2]) u. a. sind an den Speichelzellen von Säugethieren wesentliche Abweichungen des ruhenden Zustandes vom gereizten nachgewiesen worden. In der ruhenden Drüse haben wir „in Carmin sich nicht röthende Zellen mit rundem in Alkohol schrumpfendem, sich intensiv röthendem Kern“; in der gereizten aber „in Carmin sich röthende Zellen mit rundem in Alkohol nicht schrumpfendem und in Carmin sich weniger röthendem Kerne“. (Pflüger a. a. O. p. 329.)

Mit Recht wies Pflüger auf die Möglichkeit hin, dass die Zellen „durch ihre langdauernde Arbeit eine wesentliche Alteration ihrer chemischen Constitution erfahren haben und dass hierin die Ursache des verschiedenen Aussehens der Zellen liegt“ (p. 329).

Heidenhain[3]) fasst seine Ansicht dahin zusammen, „dass die Zelle der Parotis am Ende einer längeren Secretionsperiode ganz vorwiegend aus körnigem, in Carmin färbbarem Protoplasma sich zusammensetzt, während nach längerer Ruhe die Masse der

---

1) Heidenhain, Studien des physiologischen Instituts zu Breslau. IV. 1868. und Hermann's Handbuch der Physiologie. V. Bd. 1. Abth. 1880.

2) Pflüger, Die Speicheldrüsen. Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben, Leipzig 1871. Schon im Jahre 1866 (Die Endigungen der Absonderungsnerven in den Speicheldrüsen. Bonn 1866) hatte sich Pflüger entgegen der später ausgesprochenen Ansicht Heidenhain's dahin geäussert, dass die Secretbildung nicht in einem Zerfliessen der Zellen bestünde. Vgl. dazu: Nussbaum, Ueber den Bau und die Thätigkeit der Drüsen. I. Mitth. Dieses Archiv, 13. Bd. p. 721 ff. Die hieher gehörigen historischen Mittheilungen gibt Nussbaum p. 731.

3) Heidenhain in Hermann's Handbuch V. Bd. p. 60.

körnigen Substanz sehr reducirt, dagegen eine helle nicht färbbare Substanz angehäuft ist" und folgert daraus, „dass 1) während der Ruhe auf Kosten des Protoplasmas jene andere Substanz sich gebildet hat und dass 2) diese Substanz das während der Absonderung verbrauchte Secretionsmaterial darstellt." Ferner haben Heidenhain und seine Schüler an vielen Drüsen der Säugethiere eine constante Veränderung der Kerne festgestellt; ruhende Zellen besitzen einen wandständigen, abgeplatteten Kern, nach mässiger Thätigkeit „aber werden die Kerne rund, zeigen deutliche Kernkörperchen und rücken nach der Mitte der Zellen hin." (Heidenhain, a. a. O. p. 65.)

Die von Heidenhain am Protoplasma beschriebene Veränderung während Ruhe und Thätigkeit finde ich nun auch bei den Speichelzellen der Gastropoden wieder; die Veränderungen der Kerne aber sind an meinem Object nicht constant. Nussbaum[1]) hat auf experimentellem Wege an den Hautdrüsen von Argulus foliaceus den Nachweis geführt, dass die Secretion zwar die Kerne verändern kann, dass diese Veränderung aber keine wesentliche Erscheinung ist, da sie ebensogut fehlen kann. So finde ich in ähnlicher Weise in manchen secretstrotzenden Speichelzellen einen abgeplatteten, in manchen aber auch einen kugligen Kern, dasselbe gilt von den übrigen Zellen in verschiedenen Stadien der Thätigkeit. Wie jede Speichelzelle der Gastropoden mit einer bindegewebigen Hülle versehen ist, so scheint eine jede auch in physiologischer Beziehung selbständig zu sein, so dass man auf Schnitten alle Stadien[2]) der Secretion neben einander findet. Es ist nun durchaus nicht leicht, in diesem Gewirr von verschiedenen Formen sich zurecht zu finden und den Cyclus der Vorgänge festzustellen. Wenn ich das letztere trotzdem versuche, so thue ich es wegen der Wichtigkeit des Gegenstandes, bin mir aber wohl bewusst, dass meine Darstellung lückenhaft ist. Einen Anhalt für die Richtigkeit der Beurtheilung hat man übrigens in Präparaten bestimmter Versuchsreihen, indem man eine Anzahl Thiere zu gleicher Zeit füttert, nach bestimmten Zwischenräumen tödtet

1) Nussbaum, Ueber den Bau und die Thätigkeit der Drüsen. IV. Mittheilung. Dieses Archiv. Bd. 21. p. 296 ff. (p. 338, 339).

2) Auf solche haben schon Leydig (Ueber Paludina, a. a. O. p. 166 Anm.) und Semper (Zeitschr. f. w. Zool. 8. Bd. p. 366) hingewiesen.

und ihre Speicheldrüsen frisch und nach erfolgter Härtung untersucht.

Um zunächst das Bild einer vollständig ruhenden Speicheldrüse zu gewinnen, habe ich eine Helix pomatia, die c. 5 Monate im Winterschlaf (eingedeckelt) verbracht hatte, aus dem Gehäuse genommen und den Anfangsdarm mit den ihn umhüllenden Speicheldrüsen in absolutem Alkohol gehärtet. Schnitte von diesem Präparat mit Haematoxylin gefärbt ergeben folgendes. Die Zellen liegen dicht gedrängt, sind klein, haben einen verhältnissmässig grossen ovalen oder kugligen Kern und ein feinkörniges, nur selten ein netzartiges Gefüge zeigendes Protoplasma. Der Kern allein ist durch Haematoxylin violett-blau gefärbt, der Zellleib ist farblos geblieben. Von Glycogen findet man natürlich keine Spur. Woraus aber besteht dieser Zellleib? Nach Watney und Klein wird, wie Heidenhain (p. 64) erwähnt, Mucigen, die Vorstufe des Mucins, durch Haematoxylin nicht gefärbt, das Mucin selber aber wohl. Dies trifft bei Helix, Limax und Arion zu. Man hat bei diesen Thieren ein einfaches Mittel, sich davon zu überzeugen, da im Darmepithel zahlreiche Schleimzellen vorkommen, deren Inhalt auf sein Verhalten gegen Haematoxylin[1]) ausschlaggebend sein muss. In feinen mit Haematoxylin gefärbten Schnitten des in absolutem Alkohol gehärteten Darmes sieht man nun im Epithel die flaschenförmigen Schleimzellen tiefblau, die Kerne der Epithelzellen sind blau, das Protoplasma ist so gut wie gar nicht gefärbt. Auch der Schleimpfropfen, der sich oben aus den Schleimzellen herausquetscht, ist ganz tiefblau.

An der Hand dieser Farbenreactionen lassen sich nun weitere Studien an den Speichelzellen machen.

Die oben erwähnte absolut ruhende Drüse von Helix pomatia im Winterschlaf enthält kleine Zellen, deren Leib sich in Haematoxylin nicht färbt, im übrigen leicht granulirt ist und keine Maschen aufweist. Der Inhalt dieser Zellen könnte aus Protoplasma, er könnte auch aus Mucigen[2]) bestehen, welches

1) Ich verwende das Hämatoxylin nach der Vorschrift von Frey (Das Mikroskop etc. 7. Auflage. Leipzig 1881.). Die Schnitte bleiben nur so lange im Hämatoxylin, bis die Kerne deutlich gefärbt sind. Nach mehreren Tagen sind die Glycerin-Präparate unbrauchbar, weil der Farbstoff alles diffus durchdringt.

2) Nach Hammarsten (a. a. O. p. 449) ist das Mucin, welches aus

sich ebenfalls in Haematoxylin nicht färbt. Das Wahrscheinlichste ist, dass beide Substanzen vertreten sind, wie die Betrachtung des folgenden Stadiums lehrt.

Füttert man nun Weinbergsschnecken, die aus dem Winterschlaf erweckt werden, oder Arion und Limax, die längere Zeit gehungert haben, mit feuchtem Brot, so treten in den Speichelzellen mit fortschreitender Verdauung und beginnender Secretion eigenthümliche Veränderungen auf, die im Allgemeinen mit dem von Heidenhain an anderen Drüsen zuerst gefundenen wohl übereinstimmen.

Einige Stunden nach der Fütterung werden die Speichelzellen grösser und entwickeln in ihrem Leibe ein grossmaschiges Protoplasmanetz, in dessen Lücken eine helle, leicht glänzende Substanz (Paraplasma, Mucigen) eingelagert ist. Der Kern hat ein zackiges Aussehen, da er Fortsätze ausschickt, die mit dem Protoplasmanetz communiciren. Haematoxylin färbt nur den Kern blau, alles andere bleibt farblos. Jod färbt alles gelb, der Kern glänzt auffallend durch. Glycogen ist zunächst in diesem Stadium nicht nachzuweisen.

In einem folgenden Stadium [2]) kommt es nun innerhalb der Maschen des Protoplasmanetzes zur Bildung von eigenthümlich glänzenden Kugeln, deren Menge allmählich zunimmt. Diese Kugeln werden durch Haematoxylin nicht gefärbt, zeigen nach

---

einer Umwandlung des Protoplasmas hervorgeht, ein besonderes Protoplasmaproteïd aus solchen Proteïden, weit zusammengesetzteren Körpern, als die genuinen Eiweissstoffe, können nach H. Kohlehydrate abgespalten werden. So glaubt H., dass das Glycogen aus einer Spaltung eines Glycoproteïdes schon intra vitam hervorgeht. Die Erfahrungen, die man an den Speicheldrüsen der Gastropoden macht, sprechen sehr für diese Auffassung. Freilich stehen wir erst am Anfang des Verständnisses. Was ist Mucigen? Weder identisch mit dem Zellprotoplasma, noch mit Mucin, muss es seinerseits als ein höheres Spaltungsproduct des Protoplasmas aufgefasst werden. Darnach wäre Mucigen eins der Spaltungsproducte des Protoplasmas, Mucin eins der Spaltungsproducte des Mucigens, und aus diesem entstünde u. a. Glycogen (neben einem Eiweisskörper). Immerhin wird das Verständniss des Glycogens schon gewaltig gefördert, wenn es als Spaltungsproduct complicirterer Substanzen (Eiweiss- oder Proteïdkörper) betrachtet werden darf.

2) Da die Stadien innerhalb weiterer Zeiträume schwanken, so sehe ich von einer genauen Zeitangabe ab.

Jodbehandlung eine glänzend gelbe Farbe und stellen nicht das eigentliche Secret der Zellen vor, denn man findet in den Ausführungsgängen der Speicheldrüsen niemals die grossen glänzenden Kugeln, sondern eine feinkörnige Masse. Das erste Auftreten dieser Speichelkugeln beobachtete ich bei einem Limax cinereoniger, der 38 Tage gehungert hatte und dann Brot bekam, 7 Stunden nach der Fütterung. Bei Limax variegatus sah ich die ersten Kugeln zwischen der 8.—11. Stunde nach der Fütterung; ähnlich verhielt sich Helix pomatia und Arion empiricorum. Ihrer chemischen Natur nach halte ich diese Kugeln für eine Vorstufe des Speichelsecrets, für Mucigen. Zugleich mit dem ersten Auftreten der Speichelkugeln findet man nun auch die ersten Spuren des Glycogens in den Speichelzellen, nachdem es etwas vorher schon in der Bindesubstanz erschienen war. Nach Alkoholeinwirkung bildet es Klümpchen und Streifen im Paraplasma, also zwischen dem Protoplasmanetz. Es nimmt an Menge zu, bis die Bildung der Speichelkugeln einen gewissen Grad erreicht hat; nachher nimmt es ab, während sich die Zahl der Speichelkugeln vermehrt, und eine Zelle, die ganz vollgepfropft ist mit diesen Kugeln, enthält kein Glycogen mehr. Die totale Anfüllung der Zellen mit Speichelkugeln fand ich bei einigen Limax variegatus $10\frac{1}{2}$ Stunden nach der Mahlzeit vollendet; bei Helix war dieser Vorgang in einem Falle 12 Stunden nach Beginn des Fressens noch sehr wenig vorgeschritten.

Ein folgendes Stadium führt nun zu einem Zerfall der Speichelkugeln in kleinere Körnchen, die man innerhalb der Zellen findet und die sich durch Haematoxylin blau färben. Da man Körnchen von ganz ähnlicher Beschaffenheit auch in den Ausführungsgängen findet, so halte ich sie für das eigentliche Secret, was wohl zum grossen Theil aus Mucin[1]) besteht. Dabei will ich aber nicht unerwähnt lassen, dass sich das Secret, wie es scheint, nur frisch, also bald nach dem Austritt aus den

---

1) Krukenberg (Untersuchungen aus dem physiol. Institute der Univ. Heidelberg. Bd. II. H. 1. p. 15, 16) hat nachgewiesen, dass in den Speicheldrüsen der Pulmonaten kein diastatisches Enzym vorkommt, dass sie demnach mit Unrecht im functionellen Sinne „Speicheldrüsen" genannt werden. Das schleimig-wässerige Secret der „Speicheldrüsen" scheint nur zur Fortbewegung der Ingesta behülflich zu sein.

Zellen, in den Ausführungsgängen durch Haematoxylin blau färbt, dass aber, wenn es längere Zeit darin verweilt hat, der blaue Ton der Haematoxylinfärbung sehr abgeblasst erscheint. Ist die Zelle in Thätigkeit, so bietet sie ein Bild, wie es Lavdowsky[1]) (Tafel XXIV, Fig. 10) von den thätigen Orbitaldrüsenzellen darstellt: ein bestimmter Theil (der untere) der Zelle ist sammt dem Kern stark gefärbt, weil er sehr reich an Mucin ist; der übrige (obere) Theil der Zelle erscheint ungefärbt.

Zugleich mit den zuletzt geschilderten Veränderungen beginnt dann die von Heidenhain und Lavdowsky beobachtete Regeneration des Protoplasmas. Man findet nach vollendeter Secretion der Zellen in ihrem Innern eine körnige Substanz, die sich durch Haematoxylin nur wenig färbt. Nimmt man dazu, dass nach Jodzusatz ein Theil dieser Körner braunroth, ein anderer gelb gefärbt wird, so ergibt sich, dass die körnige Substanz zum Theil aus Glycogen, zum Theil wahrscheinlich aus Eiweisskörpern besteht. Glycogen wird durch Haematoxylin, Alauncarmin u. s. w. nicht gefärbt, durch eine Jodlösung aber bekanntlich braunroth, so dass Schnitte einer solchen Drüse mit einer Haematoxylinlösung behandelt gewissermassen das negative Bild eines durch Jodlösung gefärbten Schnittes darstellen. Es gilt also hier dasselbe, was Afanassiew[2]) an glycogenreichen Leberzellen feststellte.

Ausser den beschriebenen Stadien finde ich nun in der Drüse noch eigenthümlich verschrumpfte Zellen, deren Kern und Protoplasma sich zwar durch Jod gelb färbt, durch eine Haematoxylinlösung aber nicht im geringsten gefärbt wird; dabei erscheint der Kern sonderbar zerfallen, gelockert. Diese greisenhaft aussehenden Zellen halte ich für Todescandidaten. Nussbaum[3]) hat das Absterben und die Elimination von Drüsenzellen im Pancreas von Salamandra maculosa ausführlich beschrieben und auf Tafel XVIII, Fig. 42 dargestellt.

Ueberblickt man nun die Stadien der Secretion in den Speicheldrüsen und vergleicht damit das Auftreten des Glycogens

---

1) Lavdowsky, Zur feineren Anatomie und Physiologie der Speicheldrüsen, insbesondere der Orbitaldrüse. Dieses Archiv. 13. Bd. p. 281 ff.

2) Afanassiew, a. a. O. p. 400.

3) Nussbaum, Ueber den Bau und die Thätigkeit der Drüsen. IV. Mitth. Dieses Archiv, 21. Bd. p. 296 ff. (p. 333 ff.).

in diesen Zellen, so findet man Glycogen innerhalb eines Cyclus vor und im Beginn der Bildung von Speichelkugeln. Ist die Zufuhr von Nährstoffen nachher nicht unterbrochen, so findet es sich auch in dem Stadium der Regeneration des Zellprotoplasmas, während zugleich die Vorstufen des Secretionsmaterials (Mucigen) gebildet werden. Eine Aufhäufung des Glycogens findet also während der vorbereitenden Thätigkeit der Zelle statt; die secernirende Zelle und das Secretionsmaterial selber sind aber glycogenfrei.

Es mag hier nun gleich bemerkt sein, dass die Secretion lediglich von nervösen Einflüssen abhängig ist, dass sie z. B. auch erfolgt, wenn man Hungerthieren unverdauliche Stoffe (Fliesspapier) zu fressen gibt; dass aber die Glycogenaufspeicherung nur eintritt, wenn zugleich Nährstoffe zugeführt werden.

Einen weiteren Beweis für den Zusammenhang zwischen Secretion und Glycogenaufstapelung sehe ich in dem eigenthümlichen Verhalten der Leberzellen des Kaninchens [1]) nach reichlicher Fütterung. Wie Bock und Hoffmann, Heidenhain [2]) und Kayser, Ehrlich und ich übereinstimmend beobachtet haben, findet man das Glycogen in den Zellen nach der Mitte des Acinus zu und zugleich an der nach dem Centrum liegenden Seite der Zellen gehäuft, wie es Figur 3 Tafel XV veranschaulicht. Diese Eigenthümlichkeit findet man nicht in allen Lebern, sondern nur in solchen, die ein bestimmtes Stadium der Glycogenanhäufung und der Secretion repräsentiren; genaueres darüber kann ich zur Zeit noch nicht angeben.

Es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, dass diese merkwürdige Vertheilung des Glycogens nicht zufällig sein kann, son-

---

1) Ob das auch von den Leberzellen anderer Thiere gilt, muss ich dahingestellt sein lassen. Heidenhain spricht an der betr. Stelle (Hermann's Handbuch V. 1. p. 221) von Säugethierlebern überhaupt. Afanassiew aber kommt bei seinen Untersuchungen an Hunden zu dem Schluss, „dass die Bildung des Glycogens in allen Zellen des Läppchens mehr minder gleichmässig geschieht“ (p. 400).

2) Ich glaube wenigstens die Aeusserung Heidenhain's (Hermann's Handbuch, a. a. O. p. 222): „Nach kurzer Zeit lösen sich jene Schollen, die in den Leberzellenreihen mitunter in merkwürdiger Regelmässigkeit immer nur eine Seite der Zelle einnehmen“ u. s. w. so verstehen zu müssen.

dern dass sie im Zusammenhang mit dem Bau und der Function der Leber stehen muss. Da im Centrum des Acinus die Lebervene, an seiner Peripherie die Leberarterie, die Pfortader und die Gallengänge verlaufen, so liegt es nahe, diese Thatsachen zur Erklärung jener Erscheinung zu verwerthen. Zwei Möglichkeiten sind gegeben: Die Circulation oder die Secretion erzeugt jenen Ablagerungsmodus. Da der Blutstrom der vasa interlobularia von der Peripherie des Acinus zu seiner Mitte hin gerichtet ist, so könnte man an eine mechanische Fortspülung des Glycogens von den zunächst und am stärksten getroffenen Stellen denken und diesen Umstand mit einer Wanderung des Glycogens in Verbindung bringen [1]).

Diese Erklärung stösst auf die Schwierigkeit, dass die Capillaren die Leberzellen in der Regel von allen Seiten umspülen.

Zieht man die Secretion zur Erklärung heran, so ist zwischen der eigentlichen secernirenden Thätigkeit der Zellen selber und der Abfuhr des Secrets zu unterscheiden. In jedem Falle wird die Erklärung am leichtesten auf Grundlage der Pflüger'schen Anschauung [2]) über den Zusammenhang von Leberzellen und Gallencapillaren. Nach Pflüger's Auffassung „stellt das secernirende Parenchym der Leber ein Netzwerk feiner Röhren (Netz der Gallencapillaren) vor, in dessen Maschen die Leberzellen liegen, so aber: dass sie Erweiterungen und Auswüchse dieser Röhren sind oder wie sehr kurz gestielte Beeren denselben ansitzen. Das Wesentliche ist hier, dass die Gallencapillare nicht bloss aussen an der Leberzelle hinläuft, sondern dass diese in einer Erweiterung der Capillare liegt, die irgendwie beschaffen sein kann."

Pflüger vergleicht deshalb die Leberzelle den einzelligen Drüsen, wie sie bei niedern Thieren vorkommen. Man kann sie auch den Speichelzellen der Gastropoden vergleichen, von denen jede in einer bindegewebigen Hülle, wie in einem Sack, liegt; die röhrenförmige Verlängerung dieser Hülle bildet den Ausführungsgang der Zelle, der sich wie in den gewöhnlichen acinösen Drüsen

---

1) In diesem Sinne äusserte ich mich in den Sitzungsberichten der Niederrhein. Gesellschaft für Natur- und Heilkunde. Sitzung vom 19. Jan. 1885.

2) Pflüger, Ueber die Abhängigkeit der Leber von dem Nervensystem. Pflüger's Archiv. 2. Bd. p. 459 ff. (p. 471). Pflüger fusst auf der Arbeit von L. Beale (p. 461). Vgl. dazu Heidenhain, Hermann's Handbuch V. 1. p. 227.

mit benachbarten Genossen zu grösseren Gängen vereinigt. Wie nun in jeder Drüse die einzelnen Zellen einen obern, dem Ausführungsgang (Lumen) zugewandten Theil und einen untern der Membrana propria aufsitzenden unterscheiden lassen, von denen der obere vorzugsweise der Secretion dient und das Secretionsmaterial beherbergt, während der untere Theil der Zelle mit dem Kern protoplasmatisch bleibt, so finden wir ein ähnliches Verhalten bei den Leberzellen. Der obere Theil der Zelle, welcher nach dem Ausführungsgange d. h. nach der Peripherie des Acinus zu liegt, ist — wenigstens in einem bestimmten Stadium — der vorzugsweise secernirende und deshalb glycogenfreie, der obere, dem Centrum des Acinus zu gerichtete Theil der Zelle, bleibt protoplasmatisch und beherbergt das Glycogen. Die Thatsache, dass das Glycogen in den nach dem Centrum des Acinus (Lebervene) zu gelegenen Zellen in grösserer Menge auftritt, würde sich ungezwungen dadurch erklären, dass die Zellen um so stärker oder vielleicht auch um so früher secerniren, je näher sie den Ausführungsgängen, d. h. der Acinusperipherie zu liegen. Zur Erklärung der eigenthümlichen Glycogenablagerung könnte man ferner auch die Ansammlung und Stauung des Secrets, also der Galle, selber in Erwägung ziehen. Von der Annahme — deren Richtigkeit sich an den Speichelzellen der Gastropoden direct beweisen lässt [1]) — ausgehend, dass die Ansammlung des Secrets im umgekehrten Verhältniss zur Aufspeicherung des Glycogens steht, könnte man vermuthen, dass sich der Druck der angestauten Galle rückwärts fortsetzt, in den peripheren Zellen des Acinus am stärksten ist, deshalb hier nur geringe Glycogenaufspeicherung zulässt und nach dem Centrum des Acinus zu allmählich abnimmt, womit dann die Zunahme des Glycogens Hand in Hand geht. Diese grob mechanische Erklärungsweise erscheint mir deshalb unzulässig, weil die blosse Aufspeicherung des einen Materials (Secret) die eines an-

1) Auch Langley (a. a. O. p. 24) kommt zu dem Resultat, dass „generally speaking, a decrease of granules (Secret, Vorstufen der Gallenstoffe) goes hand-in-hand with an increase of glycogen and an increase of granules with a decrease of glycogen“, obgleich „a certain amount of variation in the one may take place without any variation or any corresponding variation in the other.“

dern (Glycogen) nicht hindern kann. Afanassiew hat dargethan, dass glycogenreiche Zellen eines gut genährten Thieres 3—4 mal grösser, als die glycogenarmen eines Hungerthieres sind; also passt die Zelle ihr Volum einfach dem Material an, nicht aber umgekehrt.

Für eine Beziehung zwischen Secretion und Glycogenablagerung sprechen noch einige andere Thatsachen.

1. Claude Bernard[1]), dessen hierauf bezügliche Angaben ich schon oben bestätigt habe, machte zuerst auf die merkwürdige Thatsache aufmerksam, dass die embryonale Leber während ihrer Entwicklung kein Glycogen beherbergt. Erst gegen die Mitte des intrauterinen Lebens, wenn die histologische Entwicklung beendigt ist, beginnt die Leber als Galle und Glycogen bereitendes Organ zu functioniren; dabei beginnt nach Bernard's Ansicht die Bildung der Galle früher als die des Glycogens. Ebenso beobachtete Zweifel[2]) das erste Auftreten der Galle schon im 3. Monat des intrauterinen Lebens, während die Glycogenbildung nach ihm im 5. Monat beginnt.

2. Ueber die zeitliche Beziehung zwischen dem Maximum der Gallensecretion und dem Maximum der Glycogenaufspeicherung in der Leber ausgewachsener Thiere wissen wir erst nach den Versuchen von Külz[3]) etwas sicheres. Wundt und Kühne geben an, dass das Maximum der Glycogenbildung früher fällt, als das Maximum der Gallenbildung. Da nun aber aus zahlreichen Angaben vieler Autoren (Voit, Kölliker, H. Müller, Bernard, Bidder und Schmidt, A. Wolf und Hoppe-Seyler) hervorgeht, dass das Maximum der Gallenbildung in die 2. bis 15. Stunde[4]) nach der Nahrungsaufnahme fällt und andererseits Külz'

---

1) Claude Bernard, De la matière glycogène etc. Journal de la physiologie. 1859. p. 335. Und: Leçons sur les phénomènes etc. Bd. II p. 76.

2) Citirt in Reitz: Grundzüge der Physiologie, Pathologie und Therapie des Kindesalters. Berlin 1883. p. 35.

3) Külz, Beiträge zur Lehre von der Glycogenbildung in der Leber. Pflüger's Archiv. 24. Bd. 1881. p. 1. Die obigen Literaturangaben beziehen sich auf Külz' historische Erörterung p. 3 u. 4.

4) Am richtigsten ist wohl die Angabe Heidenhain's, nach welcher zwei Secretionssteigerungen eintreten: die erste unmittelbar nach der Speiseeinnahme, die zweite zwischen der 12.—16. Verdauungsstunde. Hermann's Handbuch, a. a. O. p. 271.

Versuche (am Kaninchen) den unumstösslichen Beweis liefern, dass das Maximum der Glycogenaufspeicherung erst zwischen der 16. bis 20. Stunde erreicht wird, so kann es wohl keinem Zweifel unterliegen, dass die Secretion der Galle vor der Aufspeicherung des Glycogens ihr Maximum erreicht, dass sich also im Cyclus der Verdauung die Verhältnisse des foetalen Lebens wiederholen.

3. Aus den Untersuchungen von v. Wittich und Külz und Frerichs geht hervor, dass die Unterbindung des Ductus choledochus die Bildung des Glycogens vermindert.

Für die Erklärung dieser Thatsache zieht v. Wittich zwei Möglichkeiten heran: „1) Das von der Leber fortproducirte Glycogen wird durch das Ferment der stauenden Galle schneller als gewöhnlich in Zucker umgewandelt und mit dem Blute fortgeführt; dafür spricht das unzweifelhafte Auftreten von Zucker im Harn. Oder 2) die in ihrer Secretion unterbrochene Leber producirt überhaupt kein Glycogen mehr, das in ihr vorhandene wird noch verwerthet" (p. 293).

Külz und Frerichs, die die Versuchsresultate v. Wittich's sonst vollauf bestätigten, fanden indessen keinen Zucker im Harn und da die zweite Möglichkeit — auch nach v. Wittich's Ansicht — am leichtesten die Erfahrung Wikham Legg's (Unwirksamkeit der Piqûre nach Unterbindung des Ductus choledochus) erkläre, so neigen sie mehr zum zweiten Erklärungsversuch.

Der Ausdruck v. Wittich's aber, dass die Leber in ihrer „Secretion" unterbrochen sei, bedarf doch einer genaueren Erklärung. Unterbrochen ist nur der Abfluss des Secrets nach dem Darm, die „Secretion" im engern Sinne aber, d. h. die secernirende Thätigkeit der Leberzellen geht weiter vor sich. Das beweist das nach der Operation beobachtete Vorkommen von Gallenfarbstoffen und Gallensäuren im Blut, die in den Leberzellen producirt[1]) von dort in die Gallencapillaren abgesondert und im Bereich der interlobulären Gallengänge resorbirt werden.

Dabei findet ein directer Uebergang der Gallenstoffe in die Blutgefässe der Leber nicht statt, sondern die Aufsaugung

1) Siehe darüber Heidenhain, Hermann's Handbuch a. a. O. p. 233.

geschieht nach Heidenhain (a. a. O. p. 278) so, „dass die durch die Wandung der interlobulären Gallenwege filtrirende Galle in die perivasculären Lymphbahnen und aus diesen in die grossen Lymphgefässe des Hilus gelangt“.

4. In der Gastropodenleber findet man deutliche Anzeichen für einen Zusammenhang zwischen Secretion und Aufspeicherung oder vielmehr Nichtaufspeicherung des Glycogens; denn die Secretion — das mag schon hier gesagt sein — verhindert zunächst die Aufstapelung des Glycogens, weil wahrscheinlich bei der Arbeit der Drüse Glycogen verbraucht wird. In den Follikelzellen der Helixleber findet unter normalen Umständen, wie oben gezeigt wurde, überhaupt keine Ansammlung von Glycogen statt. Nur bei sehr reichlicher Zufuhr von Nährstoffen (Zucker) sieht man im Basaltheil der Zellen feine Streifen und kleine Klümpchen von Glycogen; der obere Theil der Zellen aber, in dem hauptsächlich gearbeitet, secernirt wird, ist stets glycogenfrei; ebenso fand ich in den Secretionsbläschen der Ferment- und Leberzellen niemals Glycogen.

Etwas anders verhält sich die Limaxleber, bei welcher aus Mangel an geeigneten Ablagerungsstätten (Bindesubstanzzellen) sehr bald das Epithel der Leber selber zur Aufspeicherung des Glycogens in Anspruch genommen wird. Aber auch hier bleiben unter gewöhnlichen Verhältnissen die Secretbläschen stets glycogenfrei. Nur nach sehr reichlicher Zufuhr, wenn mehr Glycogen abgelagert wird, als verbraucht werden kann, findet man geringe Mengen von Glycogen auch in den Secretbläschen der Leberzellen [1]).

5. Claude Bernard [2]) hat die auffallende Thatsache festgestellt, dass in manchen foetalen Drüsen (Parotis, Pankreas, Leber, Niere) zwar das eigentliche Drüsenparenchym glycogenfrei, das Epithel der Ausführungsgänge aber stark glycogenhaltig ist. Bernard sieht darin einen Beweis, dass dieses Epithel in der That eine Fortsetzung der (glycogenhaltigen) Mucosa

1) Ob auch in denen der Fermentzellen, habe ich noch nicht mit Sicherheit entscheiden können. In allen Fällen wird das Glycogen in den ausgestossenen Secretbläschen durch das vorhandene Ferment sehr schnell saccharificirt, weshalb die Bläschen, die man in den grösseren Ausführungsgängen findet, stets glycogenfrei sind.

2) De la matière glycogène etc. p. 331.

(des Tractus intestinalis) ist, lässt aber ausser Acht, dass das im morphologischen Sinne auch vom Drüsenepithel selber gilt. Da ich nun ausserdem bei Limax und Helix oft gefunden habe, dass das Epithel der Leberausführungsgänge schon glycogenhaltig war, während das Leberepithel und das Darmepithel noch keine Spur von Glycogen enthielt, so erkläre ich mir den Bernard'schen und meinen Befund daraus, dass in dem lebhaft thätigen Drüsenepithel Glycogen verbraucht und deshalb eine Aufspeicherung unmöglich wird, während das passive Epithel der Ausführungsgänge Glycogen aufstapelt.

Hier wird man vielleicht den Einwand erheben: Aber die foetalen Drüsen functioniren ja gar nicht! Dieser Einwand ist durch die Untersuchungen von Krukenberg[1]) und Langendorff[2]) beseitigt, die gezeigt haben, dass Magendrüsen, Pankreas und Speicheldrüsen schon in einer sehr frühen Periode des foetalen Lebens zu functioniren beginnen, obgleich die Secrete noch keine Verwendung finden können. Dass die embryonale Leber trotz ihrer Secretionsthätigkeit Glycogen enthält, hängt mit ihrer in dieser Beziehung exceptionellen Stellung überhaupt zusammen und liegt daran, dass hier die Bildung des Glycogens den Verbrauch übertrifft.

Es sei hier daran erinnert, dass Ehrlich in der Niere erwachsener Säugethiere (Kaninchen, Meerschweinchen, Mäusen) eine ganz analoge Vertheilung des Glycogens feststellte: das eigentliche Nierenparenchym enthielt kein Glycogen, während es im Epithel des Nierenbeckens und in den Anfängen der Sammelröhren leicht nachzuweisen war.

Auch in anderen Drüsen der Gastropoden findet man die bemerkenswerthe Thatsache, dass das Glycogen in den mehr passiven Theilen der Drüsenelemente vorhanden ist, in den Theilen aber, die die stärkste chemische Arbeit leisten, fehlt. So findet sich das Glycogen in denjenigen Partien der Nierenzellen, die das Secretbläschen (Vacuole) umgeben, niemals aber in letzterem

---

1) Krukenberg, Zur Verdauung bei den Fischen. Untersuchungen des physiol. Instituts der Univers. Heidelberg. Bd. II. H. 4. p. 396, 397.

2) Langendorff, Ueber die Entstehung der Verdauungsfermente beim Embryo. Archiv f. Anat. u. Physiol. 1879. Physiol. Abtheilg. S. 95 ff.

selber. Man findet es im untersten Abschnitt der Schleimdrüsen in Haut und Mantel, nicht aber im obern, vorzugsweise secernirenden Theil.

7. Külz[1]) hat die Leber gut genährter Hunde dadurch glycogenfrei gemacht, dass er die Thiere 5—7 Stunden lang einen beladenen Wagen ziehen liess. Er sagt: „Die Versuche zeigen übereinstimmend, wie mächtig der Leberstoffwechsel durch angestrengte Körperbewegung angeregt wird" (p. 45). Die wesentlichste Leistung des Leberstoffwechsels ist ohne Zweifel die Bildung der Galle und diese ist demgemäss mit einem Verbrauch von Glycogen verbunden. Es liegen freilich keine bestimmten Angaben darüber vor, ob starke Körperbewegung die Gallensecretion steigert und man könnte das Ergebniss dieser Versuche auch auf einen Glycogenverbrauch in den angestrengt thätigen Muskeln unter Voraussetzung einer Wanderung des Glycogens[2]) zurückführen. Immerhin ist es aber wahrscheinlich, dass die gesteigerte specifische Thätigkeit der Leber mit einem stärkeren Verbrauch von Glycogen Hand in Hand geht.

8. Denn es ist bekannt, dass in thätigen Drüsen sich lebhafte chemische Prozesse abspielen. Bernard[3]) und Ludwig[4]) wiesen nach, dass mit der Drüsenthätigkeit eine bedeutende Temperaturerhöhung verbunden ist, Heidenhain[5]) zeigte, dass die Unterkieferdrüse des Hundes nach anhaltender Thätigkeit an Wasser reicher, an festen Stoffen ärmer wird und Pflüger[6]) bewies durch seine Gasbestimmungen der Secrete, dass die Secretion eine lebhafte Bildung von Kohlensäure zur Folge hat. Die Ursache für die zugleich gefundene Sauerstoffarmuth der Secrete sieht Pflüger[7]) im lebendigen Epithel der Drüsen.

---

1) Külz, Ueber den Einfluss angestrengter Körperbewegung auf den Glycogengehalt der Leber. Pflüger's Archiv. 24. Bd. p. 41 ff.

2) In diesem Sinne äusserte ich mich in der Sitzung der Niederrheinischen Gesellschaft etc. am 19. Jan. d. J.

3) Claude Bernard, Comptes rendus XLIII. 1856. p. 337 u. 339.

4) C. Ludwig und A. Spiess, Sitzungsber. d. Wien. Acad., mat.-nat. Classe XXV. 1857. p. 584 ff.

5) Heidenhain, Studien d. physiol. Inst. zu Breslau IV. 1868. p. 51, 66.

6) Die Gase des Speichels. Pflüger's Archiv. 1. Bd. 1868. p. 686 ff. Die Gase der Secrete. Ebenda. 2. Bd. 1869. p. 156 ff.

7) Pflüger's Archiv. 2. Bd. 1869. p. 177.

Es findet also in den arbeitenden Drüsenzellen ohne Zweifel eine stärkere Zersetzung gewisser complicirter Substanzen statt, und ebenso darf man annehmen, dass mehr Glycogen als sonst zur „Regeneration von Eiweissmolekülen" (Pflüger[1]) verbraucht wird.

Hierin sehe ich den Grund, dass im arbeitenden Drüsenepithel eine Glycogenansammlung gar nicht oder nur in geringem Masse stattfindet, dass die Secretbläschen glycogenfrei sind u. s. w.

Ich gehe nun dazu über, die Ansichten einiger früheren Autoren über einen etwaigen Zusammenhang zwischen Secretion und Glycogenbildung zu erörtern und die gegen die Annahme eines Zusammenhangs erhobenen Einwände zu erwägen.

Fast alle neigen zu der Auffassung, dass eine Beziehung zwischen Glycogen- und Gallebildung in der Säugethierleber besteht, sprechen sich aber nachher auf Grund schwerwiegender Bedenken gegen eine solche aus.

Kühne[2]) sieht mit Recht einen wichtigen Grund für die Annahme einer Beziehung zwischen Glycogenie und Gallebereitung in der Thatsache, dass das Blut je eines Gefässsystems (Leberarterie und Pfortader) sowohl der Zuckerbildung, wie der Gallebildung vorstehen zu können scheint — trotzdem hält er es nicht für unwahrscheinlich, dass diese beiden Prozesse unabhängig von einander ablaufen können.

Langley[3]) findet, dass eine Zunahme von Gallenstoffen (oder ihren Vorstufen) in den Leberzellen Hand in Hand geht mit einer Abnahme des Glycogens und umgekehrt; da aber „a certain amount of variation in the one may take place without any variation or any corresponding variation in the other", so betrachtet er die Bildung der Gallenstoffgranula und die des Glycogens als von einander unabhängige Vorgänge.

Wundt[4]) sagt: „Die . . . Entstehung der Gallenfarbstoffe (aus dem Haemoglobin der in der Leber zerfallenden rothen Blut-

1) Ueber die physiologische Verbrennung in den lebendigen Organismen. Pflüger's Archiv. 10. Bd. 1875. p. 251 ff. (p. 331).

2) Kühne, Lehrbuch der physiologischen Chemie. Leipzig 1868. p. 94, 95.

3) Langley, a. a. O. p. 24 (Proceed. of the r. s. of London. Vol. 34.)

4) Wundt, Lehrbuch der Physiologie des Menschen. 3. Auflage. 1873. p. 347.

körperchen, Ref.) insbesondere aber das reichliche Auftreten N-haltiger Zersetzungsproducte im Lebergewebe, von Harnstoff in der Säugethier-, von Harnsäure in der Vogelleber (Meissner) lässt vermuthen, dass das Glycogen aus einer Spaltung N-haltiger Gewebsstoffe seinen Ursprung nimmt; die Zunahme des Leberglycogens bei der Zufuhr von Kohlehydraten in der Nahrung kann unter dieser Voraussetzung nur aus der in solchem Fall eintretenden Verbrauchsersparniss erklärt werden." Wundt setzt also als gemeinsamen Ursprung der Gallenstoffe und des Glycogens offenbar den Zerfall von Eiweissmolecülen voraus.

Heidenhain[1]), unsere erste Autorität in den die Secretion betreffenden Dingen, neigt entschieden zu der Annahme eines Zusammenhangs zwischen Glycogenie und Gallenbildung. Er sagt zwar zunächst: „Einen innern Zusammenhang zwischen Gallenabsonderung und Glycogenbildung vorauszusetzen liegt bis jetzt kein sicherer Anhalt vor, da ja die Gallensecretion bis zum Hungertode fortwährt, während die Glycogenbildung bei längerer Nahrungsentziehung erlischt." Darauf fährt er aber fort: „Doch wird wohl nicht bloss mir die Vorstellung schwierig erscheinen, dass in derselben Zelle zwei chemische Prozesse neben einander herlaufen sollten, ohne mit einander in Beziehung zu stehen."

Heidenhain's Schüler, Afanassiew[2]) hat dann später bei seinen Untersuchungen über die Veränderungen der Leber während verschiedener Thätigkeitszustände die Erfahrung benutzt, dass durch Einfuhr gewisser Nährstoffe (Kartoffeln, Zucker) die Glycogenaufhäufung ausserordentlich gesteigert werden kann, während die Gallensecretion gering ist, und dass umgekehrt nach gewissen Operationen (Durchschneidung der Lebernerven mit oder ohne nachfolgende Injection von Pilocarpin, Vergiftung mit Toluylendiamin) die Gallenbildung sehr stark zunimmt, während die Aufstapelung des Glycogens gering ist. Was den Ort der Fabrication anbetrifft, so kommt Afanassiew zu dem Ergebniss, „dass an der Glycogen-, wie an der Gallenbildung sich die Gesammtheit der Leberzellen innerhalb der Läppchen betheiligt" (p. 434).

---

1) Heidenhain, Hermann's Handbuch, a. a. O. p. 273.
2) Afanassiew, a. a. O. p. 385 ff. (Pflüger's Archiv. 30. Bd.).

Damit ist natürlich nicht gesagt, dass alle Zellen und alle Partien der Zelle gleichzeitig[1]) arbeiten.

Sehen wir uns jetzt die Einwände an, die von den Autoren gegen die Beziehung zwischen Glycogenie und Gallenbildung erhoben werden. Kühne[2]) stellt deren drei zusammen:

1) Die Maxima der beiden Processe fallen in verschiedene Zeiten.

2) Gewisse Nahrungsmittel fördern die Glycogenbildung ohne die Gallensecretion zu steigern und umgekehrt.

3) Es gibt Thiere, bei welchen die beiden Processe auf verschiedene grob getrennte Organe vertheilt sind.

Hierzu kommt der Einwand Heidenhain's:[3])

4) Die Gallensecretion währt bis zum Hungertode fort, während die Glycogenbildung bei längerer Nahrungsentziehung erlischt.

Diesen Einwänden gegenüber mache ich folgendes geltend. Wolffberg[4]) hat mit Recht darauf aufmerksam gemacht, dass der Glycogengehalt eines Organs in dem bestimmten Moment, in welchem wir dasselbe untersuchen, von den gegenseitigen Beziehungen zwischen der Bildung und der Zerstörung des Glycogens abhängig ist. „Man darf daher aus der Abwesenheit des Glycogens nicht schliessen, dass keins gebildet wurde“ (p. 274). Es kann in der That nicht genug hervorgehoben werden, dass alles Glycogen, welches wir in den Organen finden, nur das aufgestapelte zum Reservematerial bestimmte Glycogen ist, während die viel grössere Quantität des wirklich gebildeten Glycogens unserer Schätzung entgeht. Auch Külz[5]) hebt hervor, dass eine Hungerleber nur aus dem Grunde

1) Afanassiew fand zwar beim Hunde, „dass die Bildung des Glycogens in allen Zellen des Läppchens mehr minder gleichmässig geschieht“ (p. 400). In der Kaninchenleber ist das aber sicher nicht der Fall, wenigstens ist die Aufspeicherung des Glycogens sehr ungleichmässig.

2) Kühne, a. a. O. p. 95.

3) Heidenhain, Hermann's Handbuch a. a. O. p. 273.

4) Wolffberg, Ueber den Ursprung und die Aufspeicherung des Glycogens im thierischen Organismus. Zeitschrift für Biologie. XII. Band. p. 266 ff. Schon früher hatte Tscherinow solchen Erwägungen Ausdruck gegeben (Zur Lehre von dem Diabetes mellitus. Virchow's Archiv. 47. Bd. 1869. p. 102 ff. [p. 117, 118]).

5) Külz, Beiträge zur Lehre von der Glycogenbildung in der Leber.

sehr geringe Glycogenmengen enthält, weil Bildung und Verbrauch derartig Hand in Hand gehen, dass die Leber nur Spuren von Glycogen enthält. Wenn also die Gallenbildung bis zum Hungertode fortwährt, so kann recht wohl auch die Glycogenbildung ununterbrochen vor sich gehen, ohne dass das gebildete und sofort wieder verbrauchte Glycogen in die Erscheinung tritt. Dies gegen den vierten Einwand (Heidenhain).

In Bezug auf die Kühne'schen Sätze bemerke ich folgendes:

Ad 1. Die Bildung beider Substanzen, der Galle und des Glycogens, kann sehr wohl von demselben Processe (Zersetzung von Eiweisskörpern[1])) ausgehen, ohne dass die Maxima der Bildung, bezw. Anhäufung zusammenfallen. Es muss betont werden, dass die Bildung beider Stoffe ganz gleichmässig vor sich gehen kann, dass aber die Ansammlung des Glycogens zuerst von der durch geeignete Zufuhr ermöglichten Verbrauchsersparniss und dann vom Verbrauch selber abhängig ist. Es ist nun nicht nur wahrscheinlich, sondern so gut wie sicher, dass das zuerst gebildete Glycogen grösstentheils sofort verbraucht wird, entweder bei der Drüsenthätigkeit speciell, oder, weil die Organe des Körpers überhaupt in Folge der Carenz nach Kohlehydraten hungrig sind und erst ihren Bedarf befriedigen, ehe es zu einer Aufstapelung des Glycogens kommen kann. Vielleicht, ja sogar wahrscheinlich wirken beide

Pflüger's Archiv. 24. Bd. p. 7. Anm. 1. Man vgl. auch: Boehm und Hoffmann, Arch. f. exp. Path. und Pharmak. VIII. Bd. 1878. p. 413.

1) Zur Erklärung für den Ursprung des Glycogens haben wir bekanntlich zwei Hypothesen, die man mit Luchsinger (Pflüger's Archiv. 8. Bd. p. 289) als die der Anhydridbildung und die Ersparnisstheorie bezeichnet. Nach der ersteren entsteht das Glycogen durch einen ätherartigen Process aus Zuckermolekülen (Anhydridbildung), nach der letzteren als Spaltungsproduct bei der Zersetzung von Eiweissmolekülen der lebendigen Zellen. Ich stelle mich hier und in den folgenden Erörterungen auf den Boden der Ersparnisstheorie, weil sie nach meiner Ansicht die Thatsachen am einfachsten erklärt; meine Gründe werde ich später im Zusammenhange angeben. — Das Historische über die genannten Hypothesen sehe man bei Luchsinger, Wolffberg, Maydl (Ueber die Abstammung des Glycogens. Zeitschrift f. physiol. Chemie. 3. Bd. 1879.) u. a. Den Grundgedanken der Ersparnisstheorie hat schon Tscherinow (Virchow's Archiv. 47. Bd. 1869. p. 102 ff. (p. 116). Es ist das Verdienst Wolffberg's, die Principien der Ersparnisstheorie klar dargestellt und zur Geltung gebracht zu haben.

Factoren zusammen. Daraus würde sich leicht erklären, dass das Maximum der Glycogenanhäufung erst eintritt, wenn das Maximum der Gallenbildung überschritten, also die Drüse ruhiger geworden ist.

Ad 2. Diejenigen Nahrungsmittel, die die Gallenbildung steigern, ohne die Glycogenansammlung zu vermehren — Eiweisskörper — können nach der Ersparnisstheorie keine Verbrauchsersparniss an Kohlehydraten, also keine oder nur geringe Glycogenaufspeicherung bewirken; dass die andern Mittel, durch die eine Steigerung der Gallenbildung erzielt wird — Nervendurchschneidung, Vergiftung mit Toluylendiamin — keine Ansammlung von Glycogen ermöglichen, ist selbstverständlich.

Diejenigen Nahrungsmittel aber, die die umgekehrte Wirkung haben — Kohlehydrate —, vermögen eine so grosse Ersparniss und Anhäufung von Glycogen herbeizuführen, dass die Gallenbildung dagegen ganz zurücktreten kann. Der ganze Einwand müsste nur dann als schlagend anerkannt werden, wenn man den Nachweis führen könnte, dass bei gleichzeitiger Glycogenaufstapelung in der Leber die Gallenbildung ganz aufgehört hätte. Dieser Beweis kann aber nicht — nicht einmal durch Injection von Kohlehydraten in's Blut! — geliefert werden, denn „die Galle wird stetig und jedenfalls ohne alle längere Unterbrechung abgesondert" (Heidenhain, Hermann's Handbuch, a. a. O. p. 251).

Ad 3. Hierher gehört die Angabe Bernard's, dass die Gastropodenleber eine anatomische Trennung in einen foie biliaire und einen foie glycogénique aufweise. Ich habe oben den Nachweis geführt, dass diese Trennung nur unter gewissen physiologischen Bedingungen scheinbar berechtigt ist, dass aber in Wirklichkeit das Leberepithel beide Functionen versieht.

Kühne sagt ferner: „Bei den Articulaten und bei fast allen Insecten enthalten die blinddarmförmigen Anhänge am Ende des Magens eine bittere und meist gefärbte Flüssigkeit, aber keine Spur von Zucker, dagegen finden sich in den Darmwänden dieser Thiere den Leberzellen sehr ähnliche Gebilde, welche reich an Zucker sind." Da ich hierüber keine eigenen Erfahrungen habe, auch andere Autoren, soviel ich sehe, diese Dinge nicht berücksichtigt haben, so nehme ich von einer Erörterung dieses Einwandes Abstand, erkenne also an, dass diese Thatsache als Analogie gegen meine Auffassung verwerthet werden kann.

Aus meinen obigen Mittheilungen ziehe ich den Schluss, dass die Annahme einer Beziehung zwischen Secretion und Glycogenbildung, bezw. -aufspeicherung durch gute Gründe gestützt ist. Dieser Beziehung gebe ich folgenden Ausdruck:

1) Es ist wahrscheinlich, dass Glycogen in Drüsen als Nebenproduct bei der Bildung der Secretstoffe (Mucin, Gallenstoffe) aus Eiweissmolecülen oder noch complicirteren Substanzen entsteht.

2) Es ist wahrscheinlich, dass bei der Drüsenthätigkeit Glycogen zur Regeneration von Eiweissmolekülen und durch stärkere Oxydation verbraucht wird.

VII. Die Aufspeicherung des Glycogens in den Geweben des Frosches nach dem Winterschlaf.

„Da die Principien des Lebens bei allen Thieren dieselben sind und bei den Amphibien wegen der grossen Langsamkeit aller Stadien der verschiedenen Stoffmetamorphosen das Studium sehr erleichtert ist", wie Pflüger[1]) mit Recht hervorhebt, so durfte man voraussetzen, dass auch Untersuchungen über das Glycogen bei diesen Thieren in mancher Beziehung lehrreich sein mussten. Das beweisen in der That die Arbeiten von Luchsinger, Külz, Ehrlich u. a., die zum grössten Theil schon früher besprochen wurden. Aus den Angaben Luchsinger's[2]) sind folgende an diesem Ort von besonderm Interesse: Aus der Froschleber schwindet im Sommer „das Glycogen bei völligem Hunger nach 3—6 Wochen, während Winterfrösche solches erst gegen Frühjahr bis auf Spuren verlieren." „Mitte November fand ich in der Leber eines grossen Frosches eine halbe Stunde nach der Tödtung noch 0,32 g, in jener eines andern 0,27 g; 2 Frösche von demselben Fange, im Laboratorium aufbewahrt, enthielten Ende December noch 0,19 und 0,22 g." Aus den Muskeln schwindet das Glycogen im Winter „schon nach wenigen Wochen, wenn nicht ganz, so doch

1) Pflüger, Ueber die physiologische Verbrennung in den lebendigen Organismen. Pflüger's Archiv. 10. Bd. 1875. p. 251 ff. (p. 313).

2) Luchsinger, Zur Physiologie und Pathologie des Glycogens. Dissertation. Zürich. 1875. p. 18 u. 20.

bis auf äusserst geringe Spuren, was für die Leber bekanntlich nicht gilt. Im Sommer ist auch hier der Schwund beträchtlich rascher." Ich kann die Erfahrungen Luchsinger's lediglich bestätigen und noch zufügen, dass ich im Mai d. J. in Leber und Muskeln zahlreicher abgelaichter und nicht abgelaichter Frösche und Kröten keine Spur von Glycogen fand. Demnach finde ich es mit Külz[1]) weit natürlicher, „das Leberglycogen der Winterschläfer nicht als neugebildet (aus Eiweiss oder Fett während der Abstinenz, Ref.), sondern als Rest von dem Glycogen aufzufassen, welches die Thiere beim Beginn des Winterschlafes haben." Schon Luchsinger hatte sich in demselben Sinne geäussert: „Die Thatsache des langsamen Verbrauchs von Glycogen bei Winterfröschen findet ihr Analogon an dem Warmblüter im Winterschlaf" (p. 19).

Es ist nun sehr interessant, dass die Thatsache des langsamen Verbrauchs ein Analogon in der Thatsache der langsamen Aufspeicherung des Glycogens beim Frosch hat. Ich habe darüber folgende Erfahrungen gemacht.

Als ich durch meine Versuche an Gastropoden gefunden hatte, dass unsere einheimischen Schnecken ein geradezu klassisches Object für Glycogenstudien abgeben, dachte ich, es möchten auch die kaltblütigen Wirbelthiere aus dem von Pflüger angegebenen Grunde sich besser zu solchen Untersuchungen eignen, als die Warmblüter. Ich stellte desshalb im December 1884 einige Versuche mit Winterfröschen an. Leber und Muskeln dieser Thiere enthielten noch grosse Mengen von Glycogen. Ich glaubte deshalb, es müsse um so leichter gelingen, durch Fütterung dieses Glycogen zu vermehren, bezw. es in andern Organen zur Aufstapelung zu bringen.

1. Versuch. 4./12. 84. Rana esculenta, aus dem Schlamm geholt. Grosses Thier, Fettkörper stark. In der Leber sehr viel Glycogen, in den Muskeln der vordern und hintern Extremitäten und des Rückens wenig. Merkwürdigerweise enthalten einige Muskelfasern Glycogen, andere dicht daneben liegende nichts. Alle andern untersuchten Organe: Zunge, Herz, Knorpel vom Femur und Fuss, Niere, Hoden, Fettkörper, Magen, Darm, Gehirn, Rückenmark, Ischiadicus, Milz, Lunge — waren glycogenfrei.

2. Versuch. 5./12. 84. Einer andern Rana esculenta, an demselben

1) Külz, Ueber den Glycogengehalt der Leber winterschlafender Murmelthiere etc. Pflüger's Archiv. 24. Bd. 1881. p. 74 ff. (p. 80).

Tage gefangen, ebenfalls gross, stopfte ich eine ganze Oberschenkelmuskulatur des oben erwähnten Frosches ein und tödtete das Thier nach 24 Stunden. Bei der Untersuchung fand sich viel Glycogen in der Leber, weniger in den Muskeln, gar nichts im Darm, Gehirn, Rückenmark, Ischiadicus, Eierstock, Niere, Herz, Zunge, Gelenkknorpel, Milz, Lunge.

3. Versuch. 6./12. 84. Eine Rana esculenta wurde zwei Tage lang in der oben angeführten Weise mit Fleisch gefüttert, so dass das Thier alle 24 Stunden eine Oberschenkelmuskulatur eines andern Frosches bekam. Nach 48 Stunden wurde das Thier getödtet; es fand sich noch unverdautes Fleisch im Magen vor. Leber und Muskeln enthielten Glycogen, aber kein anderes Organ wies eine Spur davon auf.

Es war also durch diese Fütterungsversuche nichts erzielt worden; ich war geneigt, die Ursache in der Jahreszeit, in der geringen Verdauungskraft der Thiere im Winter, zu suchen und verfolgte die Sache damals nicht weiter.

Ich hatte nun ferner bei Weinbergschnecken, die aus langem Winterschlaf erweckt und mit Brot gefüttert wurden, gefunden, dass sich nach 24 Stunden nicht immer Glycogen in Leber und andern Organen abgelagert hatte. Da solche Thiere, wie ich oben berichtet habe, zuerst wenig fressen, so war es möglich, dass die Menge der eingeführten Kohlehydrate nicht ausreichte, um eine Aufspeicherung von Glycogen zu bewirken; es war aber auch möglich, dass nach der langen Fastenzeit das gebildete Glycogen von den nach Kohlehydraten hungrigen Geweben sämmtlich aufgebraucht wurde. Ich beschloss desshalb durch systematische Versuche an Fröschen mehr Klarheit in diese Sache zu bringen.

Die Versuche wurden am 18. Mai d. J. an einer Anzahl von Fröschen und Kröten, abgelaichten und nicht abgelaichten, unternommen. Alle Thiere hatten im Aquarium unseres Instituts überwintert, vor Beginn der Versuche nichts gefressen und waren, wie die Untersuchung mehrerer Exemplare bewies, glycogenfrei. Da es möglich war, dass mir bei meinen früheren Versuchen das Optimum der Glycogenbildung entgangen und deshalb überhaupt kein Glycogen zu Gesicht gekommen war, so untersuchte ich zuerst eine Anzahl von Thieren nach einer einzigen, allerdings reichlichen Fütterung in verschiedenen Zeiten nach Aufnahme der Nahrung. Die Fütterung bestand bei allen in zwei grossen Kaulquappen, deren Muskulatur und Leber[1]) grosse Mengen von

1) Die Leber der Kaulquappen enthält, wie die der Säugethiere, erst von einem gewissen Stadium der Entwicklung an Glycogen. Das Stadium

Glycogen enthielten. Ausserdem bekam jedes Thier aufgeweichtes Weissbrod im Volum einer Kirsche, oder einige Stückchen Zucker im Gewicht von 0,4—0,6.

4. Versuch. 18. Mai 1885. Eine abgelaichte männliche Rana temporaria wurde in der oben beschriebenen Weise gefüttert und nach 19 Stunden getödtet. Der Magen ist noch mit Resten der Nahrung reichlich versehen, die Gallenblase enthält ziemlich viel grasgrüne Galle. In den die Leberschläuche umgebenden Gefässen und Capillaren sieht man massenhaft rothe Blutkörperchen [1]). Leber glycogenfrei.

5. Versuch. 19. Mai. Rana esculenta, nicht abgelaichtes Weibchen; Fütterung wie oben. Untersuchung nach 30 Stunden. Magen leer; Gallenblase gross, voll grasgrüner Galle. In den Capillaren der Leber weniger rothe Blutkörperchen; Leber glycogenfrei.

6. Versuch. 20. Mai. Rana esculenta, nicht abgelaichtes Weibchen; nach 21 Stunden untersucht. Leber glycogenfrei.

7. Versuch. 21. Mai. Rana esculenta, wie oben. Nach 39 Stunden untersucht. Gallenblase sehr gross, voll eingedickter grüner Galle; Magen leer. Leberschläuche sehr gut hervortretend, in den Capillaren ziemlich viele rothe Blutkörperchen. Leber glycogenfrei.

Aus diesen Versuchen musste ich schliessen, dass eine einmalige, selbst reichliche Fütterung unter den obwaltenden Umständen eine Glycogenaufspeicherung überhaupt nicht herbeiführen konnte. Ich dehnte deshalb die Fütterungszeit aus.

8. Versuch. 9. Juni 1885. Bufo cinereus, kräftig, mit fester Muskulatur, nicht abgelaichtes Weibchen. 8 Tage lang jeden Abend wie oben gefüttert; dann getödtet. Gallenblase sehr stark erweitert und prall mit grüner Galle gefüllt. Leber und Muskeln glycogenfrei.

9. Versuch. 10. Juni 1885. Rana esculenta, abgelaichtes Männchen. 10 Tage lang jeden Abend wie oben gefüttert, dann getödtet und untersucht. Leber glycogenfrei.

---

tritt ein, wenn die Gallenblase sich mit grüner Galle füllt, wenn also die Secretion begonnen hat. Die Leberzellen der Kaulquappen enthalten namentlich vor der Secretion grosse Mengen von Fett. Ich wurde bei diesem Befund an die Angabe Leydig's über Paludina erinnert: „Die Leber des Embryo besteht, ehe die Gallenabsonderung eintritt, aus Fettzellen, die einzelne, grössere und kleinere Fettkörperchen als Inhalt besitzen; letztere wandeln sich in helle, farblose Bläschen um und färben sich gelb, d. h. sie bilden Galle" u. s. w. Fürwahr eine merkwürdige Uebereinstimmung! Leydig Ueber Paludina. Zeitschr. f. w. Zool. 2. Bd. 1850. p. 125 ff. (p. 168).

1) An vielen Stellen glaube ich einen Zerfall derselben gesehen zu haben; ich drücke mich vorsichtig aus, weil die Art der Präparation die Beobachtung nach dieser Richtung hin sehr schwierig macht.

Selbst eine so lange dauernde Fütterung hatte keine Aufspeicherung des Glycogens zur Folge. Ich beschloss jetzt die Fütterung noch einmal längere Zeit hindurch fortzusetzen und dann plötzlich zu verstärken.

10. Versuch. 15. Juni 1885. Rana esculenta, nicht abgelaichtes Weibchen. 8 Tage lang Fütterung wie oben, dabei abwechselnd Brot und Zucker. Am 13. Morgens 7 Uhr zwei Kaulquappen mit Brot, am 13. Abends 7 Uhr 2 Kaulquappen mit Zucker, am 14. Morgens 7 Uhr wieder 2 Kaulquappen mit Brot. Am 15. Morgens 9 Uhr, also 26 Std. nach der letzten Fütterung wurde das Thier getödtet. Magen und Dünndarm leer, Dickdarm und Kloake mit Nahrungsresten vollgepropft. Gallenblase gross, prall; Leber nicht gross, ziemlich schlaff. Bei der mikrochemischen Untersuchung ergibt sich, dass die Leberzellen sehr glycogenreich sind; das Glycogen findet sich vorzugsweise in der Basis der Zellen, also in dem vom Innern der Leberschläuche abgewandten Theil. Die Muskeln der Extremitäten und des Bauches, sowie die der Zunge und des Herzens sind ganz mit Glycogen infiltrirt. Querschnitte des Duodenums zeigen das Glycogen in der Muscularis und im Epithel der Brunner'schen Drüsen; auch das Epithel des Pylorus enthält Spuren von Glycogen; ebenso das Epithel der Zungenschleimdrüsen.

11. Versuch. 18. Juni 1885. Rana esculenta, nicht abgelaichtes Weibchen; 8 Tage lang Fütterung wie oben; dann 2 Tage lang alle 12 Stunden mit je 2 Kaulquappen und Weissbrot gefüttert. 12 Stunden nach der letzten Fütterung getödtet. Magen voll, Dünndarm enthält wenig Chymus, Dickdarm prall gefüllt. Leber klein, Gallenblase klein, mit grüner eingedickter Galle. Bei der Untersuchung fand sich Glycogen in der Muskulatur des Bauches, der oberen Extremität, der Blase, der Zunge, des Darmes; das Epithel des Oesophagus, des Dünndarms und der Zungenschleimdrüsen enthielt Spuren davon; die Zellen der Gelenkknorpel enthielten beträchtliche Mengen von Glycogen.

12. Versuch. 20. Juni 1885. Rana temporaria. Abgelaichtes Weibchen; das Thier war bei Beginn der Fütterung ausserordentlich mager und schlaff, so dass es beim Ergreifen niemals Fluchtversuche machte. Es wurde 14 Tage lang alle 24 Stunden, dann 2 Tage lang alle 12 Stunden in der oben beschriebenen Weise gefüttert. 18 Std. nach der letzten Fütterung wurde der Frosch, der immer noch sehr mager war, getödtet. Der Magen war noch gefüllt; die Gallenblase enthielt flüssige grasgrüne Galle. Es fand sich bei der Untersuchung Glycogen in der Muskulatur der Extremitäten, des Bauches, der Zunge, der Blase, des Magens und des Herzens; das Epithel der Leberschläuche war sehr reich, das des Darmes und der Zungenschleimdrüsen ziemlich arm an Glycogen. Sehr überraschend und neu war es mir, die Pepsindrüsen des Magens stark glycogenhaltig zu finden; ausserordentlich glycogenreich aber war das Epithel der Magenschleimhaut. (S. Fig. 4 Tafel XV.)

Diese Versuche lehren zunächst, dass die Aufspeicherung des Glycogens beim Frosch nach dem Winterschlaf sehr langsam erfolgt. Ich sage absichtlich „Aufspeicherung“, denn ich glaube nicht, dass jemand an einer längst vorher erfolgten Bildung zweifeln wird; die Bildung von Glycogen geschieht sicherlich nach der ersten Fütterung so gut, wie nach der zwölften, aber das gebildete Glycogen wird offenbar sofort wieder verbraucht. Die Frage, wozu und in welcher Weise dieser Verbrauch vor sich geht, will ich nicht erörtern, weil ich dabei in das grosse Gebiet der Stoffwechseltheorien gerathen würde. Mir scheint aber die Erklärung, dass in diesem Falle die eingeführten Kohlehydrate zur „Regeneration von Eiweissmolekülen“ (Pflüger) verwandt werden, den Thatsachen am besten und einfachsten zu genügen.

Es folgt ferner aus diesen Versuchen, dass sich durch eine richtig angestellte und ausgiebige Fütterung beim Frosch Glycogen in Geweben zur Aufspeicherung bringen lässt, die unter gewöhnlichen Verhältnissen glycogenfrei bleiben; denn die Muskelfasern der Darm- und Blasenwand und des Herzens, die Epithelzellen des Darmes, der Schleim- und Magendrüsen enthalten bei gewöhnlicher Ernährung kein Glycogen.

VIII. Zusammenstellung und Besprechung der Ergebnisse.

1. „Die Function der Bildung des Glycogens ist eine Function der Zellen“ (Hoppe-Seyler); in den Säften findet sich kein Glycogen.

2. Das Glycogen kommt principiell in allen Geweben und allen Thierklassen vor; es muss also als normales Produkt des Stoffwechsels der Zellen angesehen werden.

3. Das Glycogen ist in den Geweben der niederen Wirbelthiere (Ehrlich) und der Wirbellosen weiter verbreitet als in denen höherer Wirbelthiere.

4. Beim Säugethierfoetus findet man Glycogen in vielen Geweben, die beim erwachsenen Thiere glycogenfrei sind (Claude Bernard).

5. Das Glycogen wird unter gewöhnlichen Verhältnissen nur in den mehr passiven Theilen der Zellen (Paraplasma, Kupffer) abgelagert; der Zellkern ist stets glycogenfrei (Ehrlich).

6. Das Glycogen ist in den Zellen als glänzende hyaline Masse von zähflüssiger Beschaffenheit abgelagert und kann in den verschiedensten Formen auftreten. Nach Alkoholbehandlung gerinnt und schrumpft es und zeigt sich als einfache Infiltration oder in Form von kugeligen Massen, unregelmässigen Klümpchen, Schollen, Körnern u. s. w.

7. Glycogen lässt sich in den Zellen mikrochemisch nach folgenden Merkmalen mit voller Sicherheit bestimmen:

a. Es färbt sich durch eine Jodlösung schnell braunroth; diese Farbe schwindet beim Erwärmen und kehrt nach dem Erkalten wieder, wenn noch Jod vorhanden ist.
b. Es wird durch Alkohol aus Lösungen gefällt, also in den Zellen niedergeschlagen.
c. Es wird durch Wasser und Glycerin und alle wasser- und glycerinhaltigen Flüssigkeiten gelöst.
d. Es verschwindet aus den Zellen nach längerem Hunger.
e. Es lässt stets den Zellkern frei.

8. Die Leber der Wirbelthiere hat nur insofern eine „Glycogenfunction“, als sie unter gewöhnlichen Verhältnissen procentisch und absolut am meisten Glycogen aufstapelt; sie hat also vor den übrigen Organen und Geweben keine besondere Function voraus, sondern ist nur primus inter pares.

9. Die Leber des Kaninchens kann schon bis zu 6% Glycogen enthalten, während andere Gewebe (Muskeln, Knorpel etc.) erst Spuren davon und wieder andere (Gehirn, Darm etc.) gar kein Glycogen aufweisen.

10. Glycogenreiche Lebern sind grösser, schwerer, heller und mürber als glycogenarme (Boehm und Hoffmann, Külz, Afanassiew).

11. Die Leber der Gastropoden ist nicht nur eine Fermentdrüse, sondern durch eine hervorragende glycogenbildende Thätigkeit ein Analogon der Wirbelthierleber; die Bernard'sche Trennung der Gastropodenleber in einen foie biliaire und einen foie glycogénique ist unzulässig.

12. Bei den Gastropoden wird nach einer Fütterung das erste Glycogen in den Zellen der Bindesubstanz (der Leber, des Fusses etc.) aufgespeichert; diese Zellen sind überall die hauptsächlichsten Stapelplätze des Glycogens.

13. Nach ausgiebiger Brotfütterung findet man bei unsern einheimischen Schnecken Glycogen in sämmtlichen Gewebsarten und in fast allen Organen.

14. Nach dem Winterschlaf findet in den Geweben des Frosches eine Aufspeicherung von Glycogen selbst nach sehr reichlicher Fütterung mit Eiweiss und Kohlehydraten zunächst nicht statt, weil zuerst wahrscheinlich alle Kohlehydrate zur „Regeneration von Eiweissmolekülen" (Pflüger) in den Geweben verbraucht werden.

15. Durch ausgiebige Fütterung, namentlich von Kohlehydraten, lässt sich beim Frosch eine Glycogenaufspeicherung auch in solchen Geweben erzielen, die gewöhnlich glycogenfrei sind.

16. Es ist wahrscheinlich, dass bei Bildung der Drüsensecrete aus Eiweissstoffen oder noch complicirteren Körpern Glycogen als Nebenprodukt abgespalten, aber während der erhöhten Thätigkeit der Drüse zugleich verbraucht wird. Die Anschoppung des Glycogens geschieht deshalb hauptsächlich erst in der ruhenden Drüsenzelle.

17. Es ist wahrscheinlich, dass beim Wachsthum der Haare, Federn, Klauen etc., d. h. bei der Bildung von Keratin aus seiner Muttersubstanz Glycogen als Nebenprodukt abgespalten und unter günstigen Umständen in den bei dieser Bildung betheiligten Zellen (äussere Wurzelscheide der Haare) abgelagert wird.

18. Es ist wahrscheinlich, dass das Glycogen keine histogenetische Rolle spielt; sein Vorkommen bei Neubildungen erklärt sich daraus, dass es als Nebenprodukt bei der Zersetzung complicirterer Substanzen (Eiweisskörper oder Hammarsten's Proteïden) abgespalten und unter günstigen Verhältnissen als Reservematerial abgelagert wird. Diese Ablagerung ist von zwei veränderlichen Factoren abhängig, von Bildung und Verbrauch (Tscherinow und Wolffberg).

Wer sich längere Zeit mit Arbeiten über das Glycogen beschäftigt hat, wird auch das Bedürfniss fühlen, zu dem Streitruf: „Hie Zucker! Hie Eiweiss!" Stellung zu nehmen. Nach meinen zahlreichen Fütterungsversuchen an Wirbelthieren und Wirbellosen habe ich, wie wohl viele Andere, lange Zeit unter dem mächtigen Eindruck, den die Resultate der Kohlehydratfütterung bewirken, gestanden und mich der Hypothese der Anhydridbildung zugeneigt. Die vergleichend histochemischen und physiologischen Beobachtungen aber, die ich im Laufe meiner Untersuchungen machte,

und die sich aufzwingende Erkenntniss, dass die Ersparnisstheorie alle Thatsachen einfacher und leichter zu erklären vermag, als ihre Gegnerin, haben mich derselben als Anhänger zugeführt. Ich werde versuchen, meine Anschauung namentlich durch Zusammenfassung der oben mitgetheilten Thatsachen zu begründen.

1. Die von zahlreichen Forschern (Claude Bernard, Naunyn, Dock, Finn, Salomon, Luchsinger, Forster, Wolffberg, von Mering, Külz u. a.) übereinstimmend berichtete Thatsache, dass nach Fütterung der heterogensten Stoffe [1]) immer ein und dasselbe Glycogen entsteht, hat man mit Recht als eine sehr wichtige Stütze der Ersparnisshypothese in Anspruch genommen. Für die Entstehung des Glycogens aus zerfallenden Eiweisskörpern oder noch complicirteren Substanzen (Hammarsten) sprechen aber auch folgende vergleichend-histochemische Thatsachen.

2. Das Vorkommen des Glycogens in allen Thierklassen und allen Gewebsarten, welches direct darauf hinweist, dass das Glycogen ein normales Stoffwechselprodukt der Zellensubstanz ist.

3. Die grosse Verbreitung und starke Anhäufung des Glycogens in foetalen Geweben. Diese Thatsache ist bisher zu wenig beachtet, vor allen Dingen aber nach meiner Ansicht ganz falsch gedeutet worden. Nach Claude Bernard's Vorgang hat man dem Auftreten des Glycogens im embryonalen Knorpel, in der ersten Anlage des Hufes, der Federn, der Haare, der Muskeln, der Epithelien, unter dem Panzer des Flusskrebses vor der Häutung u. s. w. eine histogenetische Bedeutung zugeschrieben. Was heisst das? Es kann nur heissen, dass das Glycogen an der Bildung dieser Organe und Substanzen theilnimmt, dass also Glycogenmoleküle in die Zusammensetzung der heterogensten Stoffe eintreten. Ich will dabei die chemische Möglich-

1) Es gehören dazu: Eiweisskörper, Leim, Traubenzucker, Rohrzucker, Milchzucker, Fruchtzucker, Inulin, Lichenin, Glycerin, Arbutin, Amylon. Die Literatur über diesen Gegenstand ist so oft zusammengestellt worden, dass ich mir die unnöthige Wiederholung dieser Arbeit wohl ersparen kann. Man vgl. dazu: von Wittich in Hermann's Handbuch der Physiologie V. 2. 1. Lieferung p. 359. Sehr merkwürdig ist die von Röhmann (Ueber die Beziehungen des Ammoniaks zur Glycogenbildung in der Leber. Centralblatt für klin. Medicin. 1884. Nr. 35) gemachte Entdeckung, dass „kohlensaures Ammoniak Glycogenbildung bewirkt“ (p. 554).

keit[1]) oder Wahrscheinlichkeit dieses Vorganges gar nicht weiter erörtern, sondern auf der andern Seite nur meine Anschauung mittheilen. Diese geht dahin, dass bei der Zerlegung der gemeinsamen Muttersubstanzen aller jener Körper, nämlich der Eiweissstoffe oder complicirterer Substanzen, das Glycogen als Nebenprodukt abgespalten und an geeigneten Stellen zum weiteren Verbrauch abgelagert wird. Man wird mir zugeben müssen, dass letztere Erklärung die näher liegende und einfachere ist. Ich habe aber einen directen Beweis dafür, dass sie auch die allein richtige ist.

4. Ich habe oben nachgewiesen, dass unter der grossen Zahl von Haaren eines Büschels in der Kaninchenhaut sich eins oder einige durch Grösse und Umfang[2]), also stärkeres Wachsthum und durch einen reichen Glycogengehalt auszeichnen (Vgl. Tafel XVI Fig. 7). Die übrigen Haare des Büschels sind vollkommen normal angelegt und haben ihre äussere Wurzelscheide, wie auch die umfangreicheren Genossen. Wenn also das Glycogen aus eingeführten Kohlehydraten gebildet und dann einfach abgelagert würde, so wäre durchaus nicht einzusehen, warum nicht auch die Wurzelscheiden der wenig oder gar nicht wachsenden Haare ihr Theil bekämen, und da in diesen Haarbälgen offenbar ein viel geringerer Verbrauch stattfindet, so müsste hier erst recht eine Aufspeicherung des Glycogens erfolgen. Da aber nur die Wurzelscheiden der kräftig wachsenden Haare Glycogen führen, so muss das Wachsthum des Haares, welches ja von der äussern Wurzelscheide ausgeht, die Ursache der Glycogenbildung und -aufstapelung sein. Das heisst: Bei der Bildung des Keratins aus den Eiweisskörpern[3])

---

1) Diese Möglichkeit könnte wohl nur für das Chitin des Krebspanzers in Frage kommen, welches Drechsel auf Grund der Beobachtungen Sundwik's als ein Amidoderivat der Glycose bezw. des Glycogens anzusehen geneigt ist. Hermann's Handbuch der Physiologie. V. 1. Chemie d. Absonderungen etc. p. 591.

2) Wie ich früher schon hervorhob, gibt es auch Fälle, in denen einmal dünnere Haare in ihrer äusseren Wurzelscheide Glycogen aufspeichern. Da auch diese Haare ohne Zweifel in kräftigem Wachsthum sind, so ändert sich dadurch die Sachlage nicht; es kommt nur darauf an, dass Glycogen und Wachsthum zusammen gehören.

3) Näheres darüber anzugeben ist natürlich nicht möglich. Dass diese

der Wurzelscheidenzellen wird Glycogen als Nebenprodukt abgespalten. Man könnte nun aber versuchen den Spiess einfach umzudrehen und folgendes einzuwenden. Warum sollten nicht die feinen Haare gerade die wachsenden und die starken alte, dem Absterben nahe sein? Abgesehen davon, dass ein Blick auf den Pelz des Kaninchens genügen würde, diesen Einwand zu beseitigen, will ich noch eine Thatsache anführen, die unwiderleglich beweist, dass die Aufstapelung des Glycogens an das Wachsthum der Haare geknüpft ist. Claude Bernard, Rouget, Mac Donnel und ich haben übereinstimmend beobachtet, dass die Haarbälge der jungen Haare von Säugethierembryonen (Schaf, Kaninchen, Meerschweinchen, Reh u. s. w.) stark glycogenhaltig sind. Auch hier sitzt, wie ich früher schon berichtet habe, das Glycogen in der äussern Wurzelscheide; diese Haare aber wachsen sicherlich.

Es kann demnach keinem Zweifel unterliegen, dass die Aufstapelung des Glycogens vom Wachsthum des Haares abhängig ist, nicht aber umgekehrt. Die richtige Erklärung für dieses Glycogenvorkommen heisst also nicht: Damit das Haar wächst, ist Glycogen da! sondern: Weil das Haar wächst, ist Glycogen da! Dasselbe gilt nach meiner Anschauung für die andern foetalen Gewebe. Zu meiner Freude sehe ich aus der oben erwähnten, so eben erschienenen Arbeit von Marchand [1]), dass derselbe in Bezug auf das Glycogen des foetalen Knorpels schon vor mir zu derselben Ueberzeugung gekommen ist, wie ich.

5. Er schreibt: „Es ist nicht gesagt, dass das Glycogen auch zum Aufbau der Muskelsubstanz selbst verbraucht werde, wenn es auch mit der zunehmenden Entwicklung des Muskels an Menge so beträchtlich abnimmt. Es kann auch zu andern Zwecken verwendet werden. In dieser Beziehung sei an das oben erwähnte Verhalten der Knorpelzellen erinnert, wo derselbe Stoff gerade bei der Vorbereitung zur Verknöcherng am reichlichsten auftritt.

Bildung nicht so ganz einfach verläuft, dürfte schon aus dem hohen Schwefelgehalt des Keratins folgen. Vgl. Kühne, physiol. Chemie, p. 425, 426. Hoppe-Seyler, Handbuch der physiologisch- und pathol.-chemischen Analyse. 4. Aufl. 1875. 269, 270. Drechsel, a. a. O. p. 600. Waldeyer, a. a. O. p. 14.

1) Marchand, a. a. O. p. 62.

Dennoch kann das Glycogen hier dem Knorpel als solchem nicht mehr zu Gute kommen, denn dieser geht dabei zu Grunde und zwar mit Einschluss der Knorpelzellen[1]). Die hier angehäufte Nährsubstanz kann also nur dem jungen Knochenmark oder dem Blute zugeführt werden, ob aber in der gleichen, oder in veränderter Form, wissen wir nicht."

6. Es steht fest, dass in arbeitenden Drüsen Glycogen gebildet und unter günstigen Umständen aufgespeichert wird. Ich habe es wahrscheinlich zu machen versucht, dass bei der Bildung der Secrete aus Eiweisskörpern Glycogen als Nebenprodukt abgespalten, dass das zuerst gebildete Glycogen zur Regeneration von Eiweissmolekülen und durch gesteigerte Oxydation in der Drüse verbraucht wird, und dass die Aufstapelung des Glycogens erst dann ihr Maximum erreicht, wenn die Drüse ruhiger geworden ist. Wollte man für das Drüsenglycogen etwa annehmen, es sei wie alles Glycogen aus Kohlehydraten gebildet und zur Verwerthung in den Drüsen, analog der „histogenetischen" Bedeutung, bestimmt, so stünde man vor der unüberwindlichen Schwierigkeit erklären zu müssen, in welcher Weise denn sich das Glycogen an der Bildung der allerverschiedensten Secrete und Excrete betheiligen könnte. Die Ersparnisstheorie dagegen hat nicht nur die grössere Leichtigkeit der Erklärung, sondern ausserdem auch noch die Thatsache für sich, dass sich in der Leber, den Nieren und andern Drüsen bei Wirbelthieren und Wirbellosen zahlreiche Produkte der regressiven Stoffmetamorphose (Harnstoff, Harnsäure, Guanin, Taurin, Leucin, Tyrosin etc.) vorfinden.

7. Auch für den Muskel ist es wahrscheinlich, dass das in ihm vorhandene Glycogen an Ort und Stelle gebildet, ev. aufgespeichert wird. Külz hat bewiesen, dass der Muskel des Frosches nach Herausnahme der Leber selbständig Glycogen zu bilden vermag. Ich habe oben schon hervorgehoben, dass in demselben Muskel einzelne Muskelfasern reichlich Glycogen enthalten können, während andere glycogenfrei sind; dasselbe Verhältniss wiederholt sich in den Fibrillen der einzelnen Muskelfasern. „Die Muskeln bilden fortdauernd Kreatin, Xanthin, Sarkin u. s. w., Stoffe, die nur aus Eiweissstoffen entstehen können, sie bilden Glycerinphosphorsäure, welche ohne Zweifel aus Lecithin entsteht." (Hoppe-

---

1) Den gesperrten Druck dieses Satzes hat Ref. veranlasst.

Seyler[1]). Gerade im Muskel der Warmblüter müssen wir eine beständige lebhafte „Dissociation der Eiweissmoleküle" (Pflüger) voraussetzen, da die Regulirung der Körpertemperatur eine fortwährende stärkere oder schwächere Innervation der gesammten Muskulatur und damit verbundene oxydative Processe erfordert (Pflüger[2]), Zuntz[3])). Dass auch in den Muskeln der Kaltblütler und Wirbellosen solche Zersetzungen beständig, wenn auch langsamer, vor sich gehen, beweisen die Versuche von Pflüger[4]) an Fröschen und die neuern vergleichend-physiologischen Untersuchungen an Wirbellosen, durch die sich namentlich Krukenberg verdient gemacht hat. „Einer gesättigten Harnstofflösung", sagt Krukenberg[5]), „gleicht die Fleischflüssigkeit sämmtlicher Rochen und Haie, einer concentrirten Taurinlösung der Muskelsaft der Cephalopoden, grosse Quantitäten von Harnsäure häufen sich leicht in dem Muskelgewebe bei Alligatoren und Crocodilen an, ausserordentlich reich an Kreatinin sind die meerblauen Muskeln von Luvarus imperialis" u. s. w.

Wenn ich nun die Thatsache, dass Zersetzungsprodukte der Eiweisskörper in allen Muskeln auftreten, mit der Thatsache der ebenso allgemeinen Verbreitung des Glycogens in den Muskeln in ursächlichen Zusammenhang bringe, so glaube ich dabei eine gute physiologische Grundlage zu haben. Der Nasse'sche Satz, dass bei der Thätigkeit des Muskels Glycogen verbraucht wird, muss nach dieser Auffassung dahin erweitert werden, dass bei der Thätigkeit des Muskels auch Glycogen gebildet wird. In dieser Erweiterung des Satzes liegt auch eine Erklärung für die neuerdings von Boehm[6]) festgestellte Thatsache,

1) Ueber den Ort der Zersetzung von Eiweiss- und anderen Nährstoffen im thierischen Organismus. Pflüger's Archiv. 7. Bd. p. 399 ff. (p. 413).

2) Pflüger, Ueber Wärme und Oxydation der lebendigen Materie. Pflüger's Archiv. 1878. 18. Bd. p. 247 ff. (p. 373).

3) Zuntz, Zur Theorie des Fiebers. Centralblatt f. d. med. Wissensch. 1882. Nr. 32.

4) Pflüger, Ueber die physiologische Verbrennung etc. p. 313 ff. Vgl. auch die Stelle p. 311 und 312: „So wenig es möglich ist, die Blausäure zu zwingen, sich nicht zu zersetzen, ebensowenig ist lebendige Substanz denkbar, ohne fortlaufende Zersetzung."

5) Krukenberg, Die eigenartigen Methoden der chemischen Physiologie. Heidelberg 1885. p. 26.

6) R. Boehm, Ueber das Verhalten des Glycogens u. s. w. Pflüger's Archiv. 23. Bd. 1880. p 44 ff. (p. 54).

dass „die Starre allein keine Abnahme des Muskelglycogens zur Folge hat.“ Wenn unter den veränderten Bedingungen kein Verbrauch oder keine Abfuhr des gebildeten Glycogens erfolgt, so braucht die Starre keine Abnahme des Glycogens zu bedingen. Damit ist natürlich über die Quelle der Muskelkraft nichts ausgesagt. Ich glaube aber, dass auch in diesem Punkte Pflüger[1]) das richtige getroffen hat, wenn er sagt: „Da die Processe der Oxydation des lebendigen Eiweissmoleküls hauptsächlich im Bereich der Kohlenwasserstoffradicale ablaufen, so kann bei Gegenwart von Fett und Kohlehydraten das Eiweissmolekül sich regeneriren. So erklärt sich die Ersparniss an Umsetzung des Stickstoffs und die Fettansammlung bei abnehmender Muskelarbeit. So versöhnen sich auch die entgegenstehenden Ansichten über die Quelle der Muskelkraft.“

Diese Erörterungen fasse ich dahin zusammen, dass ganz besonders bei den mit dem Wachsthum verbundenen Neubildungen, bei der Secretion der Drüsen und bei der Contraction der Muskeln, überhaupt aber bei der Dissociation von Eiweisssubstanzen der Zellen — d. h. überall und immer! — Glycogen als Spaltungsprodukt gebildet und zur Regeneration von Eiweissmolekülen bezw. zur weiteren Oxydation auch verbraucht wird. Eine Aufspeicherung des Glycogens kann nach dieser Auffassung nur unter günstigen Bedingungen (reichliche Zufuhr von Nährsubstanzen, besonders Kohlehydraten, geringer Verbrauch bei langsamer Dissociation) erfolgen. Nach meiner Meinung wurzelt diese Anschauung in der Pflüger'schen Lehre über den Stoffwechsel, die er hauptsächlich in der klassischen Untersuchung „über die physiologische Verbrennung in den lebendigen Organismen“ dargelegt hat, deren wichtigste Principien aber zum Theil schon in früheren Arbeiten[2]) ausgesprochen und bewiesen wurden.

---

1) Pflüger, Ueber die physiologische Verbrennung u. s. w. p. 331.

2) Pflüger's Archiv. 1. Bd. 1868. p. 61 ff. 2. Bd. 1869. p. 156 ff. 6. Bd. 1872. p. 43 ff. Siehe ferner 10. Bd. 1875. p. 251 ff. 14. Bd. 1877. p. 630 ff. 18. Bd. 1878. p. 247 ff. u. p. 381 ff. — Es ist nicht mein Beruf und nicht meine Absicht, schwierige Stoffwechselfragen zu erörtern. Wer aber auf das Verständniss der physiologischen Bedeutung des Glycogens nicht von vornherein verzichten will, muss auch zu den Stoffwechseltheorien Stellung nehmen; darin sehe man die Erklärung für meine obigen Auseinandersetzungen. Die

Ueber die Rolle, die das Glycogen im Haushalt des Organismus spielt, habe ich mich im Allgemeinen schon ausgesprochen. So interessant und wichtig dieser Stoff auch vom theoretischen Standpunkt aus betrachtet ist, so scheint doch seine Bedeutung für den Organismus eine untergeordnete zu sein. Das schwer diffundirbare Glycogen wird wohl vor dem Verbrauch durch Fermente, die nach v. Wittich, Tiegel, Plósz, Boehm und Hoffmann, Seegen und Kratschmer, Krukenberg u. a. eine grosse Verbreitung im Thierkörper haben, in Zucker verwandelt und zum leichteren Transport geschickt gemacht. Gerade durch die grosse Verbreitung saccharificirender Fermente aber wird, wie Krukenberg hervorhebt, das Glycogen zu einem Reservestoff von sehr ephemerer Bedeutung. Hätten nun aber die Fermente eine unumschränkte Wirksamkeit, so könnte auch das Glycogen überhaupt nicht zur Erscheinung kommen; wir würden überall nur Zucker finden. Nach Claude Bernard setzt die Bildung des Glycogens alkalische, seine Zerstörung saure Reaction der Gewebe voraus. Das wesentliche wird aber wohl sein, dass die erhaltende Kraft der lebendigen Zelle unter normalen Verhältnissen das Glycogen gerade so schützt, wie sie die Epithelzelle des Magens vor der Einwirkung der Salzsäure und des Pepsins bewahrt. Da aber im Hunger das Ferment sofort zur Wirkung kommt, so muss nach dieser Auffassung die darbende Zelle geradeso geschwächt sein, wie wir es beim ganzen hungernden Organismus in der That wahrnehmen.

Nach Seegen [1]) entsteht der gesammte Blutzucker (mindestens

Thatsachen, dass die Leber, die das meiste Glycogen bildet, eine sehr hohe, nach Claude Bernard sogar die höchste Temperatur im Körper hat, dass die Abkühlung im Stande ist, den Glycogengehalt der Leber herabzudrücken (Boehm und Hoffmann, Külz) und dass der glycogenreiche Foetus beständig in einem warmen Bade schwimmt, scheinen mir direct darauf hinzuweisen, dass das Pflüger'sche Princip, die Wärme als unmittelbare Ursache der Zersetzungen im Thierkörper, auch bei der Bildung des Glycogens eine Rolle spielt. Hier liegt aber ein noch unbearbeitetes Feld vor uns. — Auf Grundlage der Hammarsten'schen Anschauung über die chemische Natur des Protoplasmas und der Proteïde muss man der Pflüger'schen „Regenerationstheorie" eine noch wichtigere Rolle zuschreiben, als bisher.

1) Zucker im Blute, seine Quelle und seine Bedeutung. Pflüger's Archiv. Bd. 34. 1884. p. 388 ff.

bei Fleischfressern) ausschliesslich aus den Eiweisskörpern der Nahrung, und zwar ist es die Leber, die den Zucker aus den zugeführten Peptonen bildet. Darnach würde das Glycogen für die Bildung des Blutzuckers gar nicht in Frage kommen und wir hätten für die ungeheuren Glycogenmengen, die sich oft in der Leber finden — bis zur Hälfte des ganzen Trockengewichts! — keine Verwendung, wenn wir nicht annehmen wollen, dass sie diesen Vorrath selber verbraucht. Andererseits hat aber Flügge[1]) hervorgehoben, dass der „factische Umfang des Stoffwechsels in der Leber stets nur solche Differenzen im Blut verursachen kann, die innerhalb der Fehlergrenzen unserer Untersuchungsmethoden fallen müssen.“ Darnach ist doch die Annahme zulässig, dass fortwährend kleine Mengen Glycogen in der Leber saccharificirt und mit dem Blute fortgeführt werden, auch wenn der directe analytische Beweis schwer oder gar nicht zu erbringen ist.

Erklärung der Figuren auf Tafel XV—XVIII.

Anm. Die Figuren stellen ausser Fig. 18—20 Präparate nach Jodbehandlung dar; demgemäss ist das Protoplasma gelb, das Glycogen rothbraun. In der Lithographie ist letztere Färbung an einigen Stellen zu roth ausgefallen und das eigenthümlich leuchtende der Jodglycogenfärbung nicht zum Ausdruck gelangt. Diese kleinen Mängel sowie einige Härten der Zeichnung bitte ich zu entschuldigen.

Fig. 1. Glycogen in quergestreiften Muskelfasern aus dem Pectoralis major des Kaninchens nach 24stündiger Schwarzbrotfütterung. Versuch III. p. 354. Glycogengehalt der Muskulatur (Brust, Bauch, Oberschenkeladductoren, Zwerchfell) = 0,081 %. Jodgummipräparat nach Ehrlich. Zeiss F. Oc. I.

Fig. 2. Glycogen im Zwerchfell eines Kaninchens nach 42stündiger Brotfütterung. Vordringen des Glycogens sichtbar in den quergeschnit-

1) Ueber den Nachweis des Stoffwechsels in der Leber. Zeitschrift für Biologie. 13. Bd. 1877. p. 133 (p. 168).

tenen Muskelfasern. In Alkohol absol. gehärtet, in Jodglycerin untersucht. Zeiss CC. Oc. I. a glycogenreiche Faser, in b Spuren von Glycogen, c glycogenfreie Muskelfaser.

Fig. 3. Schnitt durch einen Acinus aus der Leber eines Kaninchens nach 24 stündiger Weissbrotfütterung. Gewicht der Leber 98,0, des Glycogens 6,7686 = 6,91 %. Das Glycogen liegt überall an der nach der Lebervene zu gerichteten Seite und häuft sich nach der Mitte des Acinus an. Vgl. p. 354, 373 etc. Zeiss CC. Oc. II. Jodgummipräparat.

Fig. 4. Aus einem Schnitt durch die Magenschleimhaut des Frosches. Vgl. 12. Versuch p. 390. Das Epithel setzt sich nach unten zu fort in die Labdrüsenzellen; zwischen beiden Elementen grosse blasenförmige Schleimzellen, die Heidenhain (Dieses Archiv. VI. Bd. p. 395) beschrieben und auf Tafel XXI. Fig. 21 b dargestellt hat. Die Zellen der Schleimhaut sind bei a mit Glycogen vollgestopft, bei d ganz glycogenfrei. Die Zellen der Labdrüsen (c) enthalten ebenfalls Glycogen, aber in geringerer Menge. Zeiss F. Oc. I. Jodgummi.

Fig. 5. Glycogen in den Knorpelzellen. Querschnitt durch das sternale Ende einer falschen Rippe des Kaninchens nach 24 stündiger Brotfütterung. k Ablagerung von Kalk. Zeiss F. Oc. I. Aus Alkohol in Jodglycerin.

Fig. 6. Aus einem Schnitt durch die Placenta des Kaninchens. Versuch V. p. 355. Glycogengehalt der Placenten 3,61 %. a a Riesenzellen der Placenta uterina mit vielen Kernen und mächtigen Ablagerungen von Glycogen. b Blutraum.

Fig. 7. Schnitt durch die Cutis vom Kaninchen nach 36 stündiger Weissbrotfütterung. Versuch III. p. 353. Unter den Haaren der einzelnen Büschel zeichnen sich einige durch Grösse und Umfang, sowie durch ihren Gehalt an Glycogen in der äusseren Wurzelscheide aus. a glycogenfreie Haarwurzel, b Ablagerung von Glycogen in der Haarwurzel. Zeiss A. Oc. I. Jodglycerinpräparat.

Fig. 8. Querschnitt durch die Wurzel eines Kaninchenhaares in kräftigem Wachsthum. Die Zellen der äusseren Wurzelscheide (a w) sind mit Glycogen gefüllt; der Zellkern bleibt, wie immer, frei von Glycogen. Jodgummipräparat. Zeiss F. Oc. II.

Fig. 9. Aus einem Querschnitt durch das Schwanzende von Limax variegatus nach 3 tägiger Brotfütterung. S. p. 295. Das Glycogen liegt zwischen den Maschen der Muskelbalken in den Zellen der Bindesubstanz. Zeiss F. Oc. I. Jodglycerinpräparat.

Fig. 10. Schnitt durch den Darm von Limax variegatus nach 3 tägiger Brotfütterung. Glycogengehalt 1,60 %. e e Epithelzellen mit Glycogen, m m quer geschnittene Muskelfasern mit Spuren von Glycogen, g Gefäss. Jodgummi. Zeiss F. Oc. I.

Fig. 11. Nyctotherus cordiformis Stein (Bursaria c. Ehrenbg.), ein in der Froschkloake schmarotzendes Infusionsthierchen; stark glycogenhaltig; k Kern.

Fig. 12. Gruppe von Leydig'schen Bindesubstanzzellen (Plasmazellen Brock's) aus der Leber von Helix pomatia nach 5tägiger Schwarzbrotfütterung. Das Glycogen ist in Form tropfenähnlicher Massen in den Zellen niedergeschlagen. Jodglycerin. Zeiss F. Oc. III. Glycogengehalt der Leber 5,76%.

Fig. 13. Opalina ranarum aus der Froschkloake. Das Thier wurde durch Druck auf das Deckglas zerrissen und zeigt das Glycogen in Form unregelmässiger Klümpchen in der Leibessubstanz eingelagert. Zeiss F. Oc. I. Jodgummi.

Fig. 14. Schnitt durch einen Leberfollikel von Limax variegatus nach 24stündiger Weissbrotfütterung. Glycogengehalt der Leber 3,38%. Versuch 1. p. 336. l Leberzelle, f Fermentzelle, k Kalkzelle, ls Lebersecretbläschen, g Gefäss. Zeiss F. Oc. 1. Jodgummi.

Fig. 15. Aus einem Schnitt durch die Leber von Helix pomatia nach 5tägiger Schwarzbrotfütterung (s. p. 328). Glycogengehalt der Leber 5,76%. Die Plasmazellen (p) sind die hauptsächlichsten Stapelplätze des Glycogens; in den Epithelzellen (Leberzelle l, Fermentzelle f, Kalkzelle k) tritt es nur in geringen Mengen und nur nach sehr reichlicher Fütterung auf. Zeiss F. Oc. I. Jodgummi.

Fig. 16. Theil eines Querschnittes durch einen grösseren Ausführungsgang der Leber von Helix pomatia nach 5tägiger Schwarzbrotfütterung. Das Glycogen erfüllt die Plasmazellen (p) der Submucosa und bildet in den Epithelzellen (e) einen zierlichen Bogen. Zeiss F. Oc. II. Jodgummi.

Fig. 17. Schnitt durch das untere Schlundganglion von Helix pomatia nach 5tägiger Brotfütterung. Das Glycogen folgt in feinen Zügen den Commissurfasern (im Neurilemm [n]); einzelne Ganglienzellen (g g) enthalten Spuren von Glycogen. Zeiss A. Oc. II. Jodgummi.

Fig. 18. Querschnitt durch einen Leberfollikel von Limax cinereo-niger. Osmiumsäure. b Bindesubstanzzellen; f Fermentzellen, k Kalkzellen mit glänzenden Kügelchen von phosphorsaurem Kalk, l Leberzellen. Zeiss F. Oc. I.

Fig. 19. Theil eines Follikelquerschnittes aus der Leber von Limax cinereoniger. Zustand lebhafter Thätigkeit (Secretion). Bezeichnung wie in Fig. 18. Osmiumsäure. Zeiss F. Oc. 1.

Fig. 20. Wie in Fig. 19. Zustand der Ruhe.

Fig. 21. Querschnitt durch ein kleineres Gefäss von Helix pomatia. p Plasmazellen, m longitudinal verlaufende Muskelfaser. Jodgummi. Zeiss CC. Oc. II.

Fig. 22. Schnitt durch einen Vorsprung der Niere von Helix pomatia nach 5tägiger Schwarzbrotfütterung. e Zellen des Grenzepithels, pp Plas-

mazellen, n Nierenzellen. Letztere enthalten ausser Glycogen die Secretbläschen mit harnsauren Salzen. S. p. 380 ff. In der Muscularis finden sich nur Spuren von Glycogen. Zeiss F. Oc. I. Jodglycerin.

Fig. 23. Schnitt durch eine Speicheldrüse von Helix pomatia nach 5tägiger Schwarzbrotfütterung. Jodgummi. a Ausführungsgang, dessen Epithelzellen nur Spuren von Glycogen enthalten; sp Speichelzellen in verschiedenen Stadien der Secretion und mit verschiedenem Glycogengehalt; p Plasmazellen mit Glycogen vollgepfropft. Zeis CC. Oc. I.

Fig. 24—31. Speicheldrüsen desselben Präparats bei stärkerer Vergrösserung. Zeiss F. Oc. II. Es treten die Stadien der Secretbildung, der Glycogenablagerung, der Veränderungen am Kern der Zellen u. s. w. hervor. Jede Zelle liegt in einem bindegewebigen Sack (b), in dessen Wand zuweilen Kerne (k) sichtbar sind; die Aufspeicherung des Glycogens in demselben scheint von der Secretion unabhängig zu sein (vgl. Fig. 28—30). p Protoplasma, m Mucin, sp Speichelkugeln (Mucigen). Fig. 24. Stadium der Ruhe. Fig. 25. Beginnende Thätigkeit: der Kern wird zackig, das Protoplasma bildet grosse Maschen. Fig. 26. Beginnende Bildung von Speichelkugeln (sp) und Ablagerung von Glycogen. Fig. 27. Die Zahl der Speichelkugeln nimmt zu, das Glycogen ab. Fig. 28. Die Zelle ist vollgepropft mit Speichelkugeln, Glycogen findet sich nur noch in der Bindegewebshülle. Fig. 29. Die Speichelkugeln zerfallen in eine feinkörnige Masse (Mucin?). Fig. 30. Derselbe Vorgang weiter vorgeschritten und beginnende Regeneration des Protoplasmas. Fig. 31. Regeneration des Protoplasmas (Ruhe der Zelle) und stärkste Ablagerung des Glycogens.

(Aus dem anatomischen Institute zu Berlin.)

Beiträge zur Kenntniss der Entwickelungsgeschichte der Gl. Thyreoidea und Gl. Thymus.

Von

Philipp Fischelis aus Odessa.

Hierzu Tafel XIX.

Die älteren Untersuchungen über die Gl. Thyreoidea und Gl. Thymus haben eine Fülle von genau beobachteten Thatsachen zu Tage gefördert; zu einer Lösung des Räthsels, das über diesen Gebilden schwebt, haben dieselben, ebensowenig wie die neueren, nicht beigetragen. Es haben sich viele Forscher auch hauptsächlich mit der theoretischen Seite dieses Gegenstandes beschäftigt und manche von den aufgestellten Hypothesen, wie z. B. die von Huschke[1]), sind wir erst heute im Stande richtig zu beurtheilen.

Erst in der zweiten Hälfte dieses Jahrhunderts sehen wir eine Wandlung in der Art der Auffassung und Bearbeitung des in Rede stehenden Gegenstandes eintreten. Der bedeutende Aufschwung, den die Anatomie durch die entwickelungsgeschichtlichen Arbeiten Remak's genommen hat, ist für die uns hier interessirenden Fragen nicht ohne Erfolg geblieben. Remak selbst hat seine Erfahrungen über die Entwickelungsgeschichte der Thyreoidea und Thymus in seinem epochemachenden Werke[2]) mitgetheilt und viele Forscher, die sich nach ihm mit der weiteren Ausbildung der Entwickelungsgeschichte befassten, haben diesem Gegenstande ihre Aufmerksamkeit geschenkt. Auch viele Autoren, die sich mit der pathologischen Seite dieser Gebilde beschäftigt hatten, haben eine Excursion in das embryonale Gebiet unternommen. Einige widmeten ihnen besondere Monographien. Und

1) Isis 1826, p. 618—623. 1827, p. 403.

2) Untersuchungen über die Entwickl. d. Thiere §§. 81, 82, 176.

es scheint in der That, dass es der Entwickelungsgeschichte vorbehalten ist, wie es schon in so vielen Fragen geschehen ist, auch hier die Aufklärung zu bringen.

So fruchtbringend einzelne Abhandlungen waren, so ist man doch von mancher Seite, wie es so häufig in dieser Disciplin der Fall war, zu weit gegangen. Manche Forscher wie z. B. W. Müller[1]) haben auf Grund einzelner Bruchstücke sehr weitgehende Theorien aufgestellt, diese Theorien sind von competenter Seite[2]) als etwas sicher dastehendes ohne jeglichen Commentar den Lehrbüchern einverleibt worden. Andere[3]) haben sogar diese als feststehende Grundlagen angenommen und geglaubt, weiter darauf bauen zu können.

Der letzterwähnte Umstand giebt mir Veranlassung, etwas genauer auf den gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse über die Entwicklungsgeschichte der hier in Rede stehenden Gebilde, besonders der Schilddrüse, einzugehen. Ich beabsichtige indess keineswegs die ganze hierher gehörige Literatur vorzuführen, will vielmehr nur die wichtigsten Arbeiten einer kritischen Beleuchtung unterwerfen, um somit das sicher feststehende vor dem rein hypothetischen deutlicher bevortreten zu lassen.

Remak (l. c. § 81) sagt über die Entwicklung der Schilddrüse beim Hühnchen Folgendes: „Um die 70. Brütstunde zeigt sich an der Vereinigungsstelle der Schlundbogen dicht über dem Aortenende des Herzens ein runder undurchsichtiger Fleck. Bei mikroskopischer Untersuchung überzeugt man sich leicht, dass dieser Fleck von einer Verdickung des Drüsenblattes herrührt, in dessen Zellen die Fetttröpfchen grösser und zahlreicher sind. Dieses runde Stück des Drüsenblattes bildet alsbald eine sackförmige Ausstülpung, welche sich mitsammt eines zarten von der Vereinigungshaut herrührenden Ueberzugs von der Schlundhöhle abschnürt, so dass es an der Bauchhöhle derselben genau in der Mittellinie des Körpers dicht über dem Aortenende des Herzens zu liegen kommt."

1) Ueber d. Entwickelung d. Schilddrüse. Jenaische Zeitschrift Bd. IV. p. 428.

2) Wiedersheim, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. 1882/83. Bd. II. S. 526—530.

3) Born, Ueber d. Derivate der embryonalen Schlundbogen und Schlundspalten bei Säugethieren. Dieses Archiv. Bd. XXII, p. 310.

Die erste Spur der Schilddrüse dokumentirt sich also nach Remak nicht als eine einfache Ausstülpung des Darmdrüsenblattes, sondern es ist dies eine Verdickung des Epithels, die zunächst einen Fleck darstellt, welcher sich alsbald in eine Ausstülpung umwandelt. Ich hebe dieses deshalb so ausdrücklich hervor, weil von anderen Autoren die Bildungsweise der Schilddrüse in derselben Weise dargestellt ist, wie etwa die Lunge sich vom Darmrohr abschnürt und die Zeichnungen sind auch dem entsprechend ähnlich.

Der Remak'schen Angabe ganz ähnlich ist diejenige von Götte[1]). Er sagt folgendes: „Am dritten Tage bemerkt man schon am vorderen Ende des Schlundes, an der unteren Fläche der Darmblattröhre eine bedeutende Verdickung derselben in Form eines rundlichen Häufchens, welche viele Fettröpfchen enthält. Allmählich dringt dieser Zellenhaufen in die Faserwand ein und schnürt sich ganz vom Darmblatte ab. Während dieser Einkapselung in die Faserwand erhält er am vierten Tage eine Höhle, die von einer Lage cylindrischer Zellen ausgekleidet erscheint.“ Wie grundsätzlich verschieden dieser Bildungsmodus, nach Götte, von denjenigen anderer Abkömmlinge des Darmrohres ist, möchte ich beispielweise durch Anführung seiner Angaben über die Bildung der Lunge belegen. Er sagt (l. c. p. 52): „Die Lungen erscheinen zuerst als zwei grubenförmige, seitliche und nach hinten gerichtete Ausbuchtungen des Oesophagus. Sie ziehen sich nach hinten heraus, bleiben jedoch noch mit ihm in Verbindung.“

Wir sehen somit, dass auch Götte den Schwerpunkt bei der ersten Anlage der Schilddrüse nicht in den Vorgang der Ausstülpung oder Abschnürung verlegt, sondern in die Anhäufung von Zellen. Diese so präcise gemachten Angaben scheinen mir von den anderen Autoren ganz übersehen worden zu sein. Die Wichtigkeit derselben werden wir bald zu würdigen haben.

Eine hervorragende Stelle in der Literatur unseres Gegenstandes nimmt die Abhandlung von Wilhelm Müller ein. Es wird in manchen Lehrbüchern und in vielen Monographien angegeben, dass die Untersuchungen des genannten Autors geradezu

---

1) Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Darmkanals im Hühnchen. Tübingen 1867.

grundlegend für die Kenntniss der Schilddrüsenentwicklung sind, weil sie sich auf sämmtliche Wirbelthierklassen mit Einschluss des Menschen ausdehnen. Auch die Schlüsse, die W. Müller aus seinen Untersuchungen zieht, sind, wie wir schon oben hervorgehoben haben, von einigen Autoren vollständig acceptirt worden. Ich glaube nicht, dass die Resultate der Müller'schen Untersuchungen so abschliessende und weitgehende sind und möchte zum Belage hier einige der wichtigsten Stellen dieser Abhandlung anführen.

W. Müller giebt folgendes über die Objecte seiner Untersuchungen an: „Ich habe zur Prüfung der voranstehenden Angaben Repräsentanten sämmtlicher Wirbelthierklassen untersucht. Bei Amphioxus habe ich jede Spur der Schilddrüse vermisst (p. 432).

Dagegen ist mir der Nachweis des Organs in der Klasse der Cyklostomen bei Myxine glutinosa gelungen, welcher die Schilddrüse bisher abgesprochen worden ist. . . . Sie besteht aus einer ziemlich beträchtlichen Zahl theils zerstreut liegender isolirter, theils zu kleinen Gruppen von 2—5 vereinigter, rings geschlossener Follikel (p. 433).

Bei Petromyzon fluviatilis halte ich für das Aequivalent der Schilddrüse den paarigen birnförmigen Sack, welcher beiderseits vom Lungenbeinknorpel, zwischen Muskeln versteckt, bis zum Beginn des Bronchus sich erstreckt (p. 433).

Aus der Klasse der Fische habe ich 30 mm und 20 Centimeter lange Embryonen von Acanthias vulgaris, sowie erwachsene Exemplare von Raja clavata untersucht. Bei 30 mm langen Embryonen von Acanthias vulgaris war die Anlage der Schilddrüse von der Schlundhöhle bereits gesondert (p. 433).

Aus der Klasse der Amphibien untersuchte ich von der Ordnung der Urodela Salamandra maculata in erwachsenen Exemplaren (p. 435).

Aus der Ordnung der Batrachia untersuchte ich die Schilddrüse des braunen Frosches (Rana temporaria) von ihrer ersten Anlage bis zur definitiven Gestaltung (p. 435).

Aus der Klasse der Reptilien untersuchte ich von der Ordnung der Ophidier Tropidonotus natrix in erwachsenen Exemplaren (p. 439).

Aus der Ordnung der Saurier untersuchte ich Lacerta ocellata in 2 grossen, vollkommen ausgewachsenen Exemplaren (p. 439).

Aus der Ordnung der Chelonier untersuchte ich Emys picta und Cistudo carolina. Die Schilddrüse liegt bei beiden als flach rundlicher, unpaarer Körper dicht vor dem Aortenbogen unterhalb der Trachea (p. 440).

Aus der Klasse der Vögel untersuchte ich die Schilddrüse des Huhns von der ersten Anlage bis zur Gewinnung der bleibenden Form (p. 440).

Aus der Klasse der Säugethiere untersuchte ich die Schilddrüse des Schweins, Schafs, Hundes und des Menschen (p. 444).

Das früheste Stadium beobachtete ich bei Schweinsembryonen von 18 mm Länge. Die Schilddrüse stellte einen unpaaren Körper dar (p. 444).

Vom Schaf untersuchte ich 2 Embryonen von 20 mm Länge. Die Schilddrüse bildete einen dicht unterhalb der Anlage des Larynx liegenden Halbring (p. 446).

Bei dem Embryo des Hundes von 15 mm Länge bildete die Anlage der Schilddrüse gleichfalls einen die Trachea vorne und an den Seiten umgebenden Halbring (p. 446).

Von menschlichen Embryonen hatte ich Gelegenheit Zwillinge von 24 mm Länge zu untersuchen. Die Schilddrüse umgab bei beiden als ein Halbring dicht unterhalb des Larynx die vordere und die beiden Seitenflächen der Anlage der Trachea" (p. 447).

Aus der hier gegebenen Uebersicht der Objecte, die W. Müller zu seinen Untersuchungen dienten, ist dem Leser ersichtlich, dass die erste Anlage der Schilddrüse von dem Autor nur bei Rana temporaria und beim Hühnchen beobachtet worden ist.

Nichts desto weniger glaubt er folgenden Satz aufstellen zu können: „Ich ziehe aus den voranstehenden Beobachtungen folgende Schlüsse: Die Schilddrüse entwickelt sich bei allen Wirbelthieren nach demselben Plan in drei wohl charakterisirten Stadien: einem Stadium der Abschnürung der stets unpaaren Anlage vom Schlundepithel" (p. 448).

Angenommen, dass die Thatsachen, die er über die erste Anlage beim Hühnchen und Frosch mittheilt, tadellos richtig sind, so fragt es sich, sind wir berechtigt auf Grund der Beobachtungen an 2 Thierarten einen Satz von so bedeutender Tragweite aufzustellen? So verlockend es auch ist allgemeingültige Gesetze in den Naturerscheinungen aufzufinden, so mahnt uns doch der gegenwärtige Stand der Descendenzlehre zu einiger Vorsicht in weit-

gehenden Behauptungen, und ich hebe das um so mehr hervor als auch einer der neuesten Autoren auf diesem Gebiete, Born, in ähnlicher Weise wie W. Müller aus seinem Befunde bei einer Thierspecies weitgehende Schlüsse zieht. So heisst es bei ihm, s. d. Archiv Bd. XXII p. 310: „Ich bin fest überzeugt, dass die Bildungsweise der Drüse bei allen Säugethieren die gleiche ist, ... obgleich meine eigenen Untersuchungen sich nur auf Embryonen von Sus scropha erstrecken.“ „Für alle übrigen Wirbelthierklassen ist durch die ausgezeichnete Arbeit W. Müller's das Vorhandensein einer medianen Schilddrüsen-Anlage mit Sicherheit nachgewiesen.“

Ich meinerseits glaube nicht, dass man nach Vergleichung der eigenen Angaben W. Müller's — s. das vorhin Mitgetheilte — berechtigt ist, einen so weitgehenden Schluss zu ziehen. Jedenfalls bedarf es dazu noch zahlreicher in der That auf die erste Anlage vieler Thierklassen ausgedehnter Untersuchungen.

Was die Beobachtungen W. Müller's über die erste Anlage der Schilddrüse beim Hühnchen und Rana tempor. selbst betrifft, so heisst es davon gewöhnlich, dass er die Angabe Remak's bestätigt habe. W. Müller schildert den Vorgang mit folgenden Worten: „Beim Hühnchen vom Ende des zweiten Bebrütungstages, welche die beiden oberen Schlundspalten und die drei vordersten Kiemenarterien entwickelt zeigten, fand ich noch keine Spur der Schilddrüsenanlage.

Das früheste Stadium boten Hühnchen von der Mitte des dritten Tages. . . . .

An der Stelle, wo die beiden vordersten Kiemenarterien aus dem Stamm entsprangen, um in die Schlundwand einzutreten, fand sich eine birnförmige, gegen die Arterienbifurcation gerichtete Ausbuchtung des Schlundepithels in der Mitte der vorderen Schlundwand. . . .“ Wenn wir diese Angabe vergleichen mit derjenigen von Remak, Götte und Seessel (die wir gleich kennen lernen werden), so können wir das nicht ohne weiteres als eine Bestätigung der Angabe Remak's ansehen. Seessel, der speciell der Entwickelungsgeschichte der Schilddrüse beim Hühnchen seine Aufmerksamkeit zugewendet hat, sagt darüber, dass Müller den Ort der Schilddrüsenanlage zu hoch verlegt habe. Von den zwei Zeichnungen, die Müller über das Verhältniss beim Hühnchen giebt, ist die erste sehr bemerkenswerth. Sie soll nämlich, wie

es ausdrücklich angegeben wird, einen Sagitalschnitt darstellen. Dabei zeigt sie die oben erwähnte birnförmige Ausbuchtung zugleich mit den Schlundspalten und Gehörbläschen. Dass eine solche Zeichnung nicht einem einzigen Präparate entsprechen kann, ist jedem, der nur etwas mit der Sache vertraut ist, ohne weiteres klar. Kölliker ist das ebenfalls aufgefallen.

Ueber die erste Anlage der Schilddrüse bei Rana temporaria giebt W. Müller folgendes an: „Die frühesten Stadien sind bei diesem Thier schwer zu verfolgen, da der Reichthum an schwarzem Pigment die Anwendung der Methode der successiven Schnitte erforderlich macht und methodisch angefertigten Querschnitten entsprechende Längsschnitte zur Seite gehen müssen, die Schnitte aber bei der grossen Brüchigkeit der Gewebe junger Larven leicht missglücken.

Das früheste Stadium in der Entwicklung der Schilddrüse boten Larven, welche seit Kurzem das Ei verlassen hatten. Das Verbindungsstück der beiden vorderen Schlundbogen war leicht verdickt und bestand aus mässig pigmentreichen, spindelförmigen und rundlichen Zellen, in Folge des geringeren Pigmentreichthums unterschied sich seine Substanz scharf von den intensiv pigmentirten überziehenden Epithelsäumen. An seiner untern Fläche bildete die Haut einen paarigen, mit je einer seichten Einkerbung versehenen Fortsatz, welcher sich bis zur Herzgegend erstreckte. Das Herz lag unmittelbar hinter dem Verbindungsstück der beiden vorderen Schlundbogen in der vorderen Schlundwand, von der Anlage der Rachenschleimhaut und der äusseren Haut durch einen schmalen Flüssigkeit führenden Hohlraum geschieden. Der Conus arteriosus verlängerte sich zu dem kurzen Kiemenarterienstamm, welcher an der Theilungsstelle in seine Aeste dem Schlundepithel dicht anlag. Letzteres zeigte unmittelbar vor der Theilungsstelle eine runde mediane Ausstülpung von 0,05 Länge, welche unter leichter Verengerung mit der Schlundhöhle communicirte.

Bei Larven von 6 mm Länge hatte das Verbindungsstück der vordersten Schlundbogen stärker sich verdickt. Die rundliche unmittelbar vor der Theilungsstelle des Kiemenarterienstammes gelegene mediane Ausstülpung des Schlundepithels war durch Vermehrung der auskleidenden Zellen solid und stellte in Folge ihres Pigmentreichthums einen kugeligen schwarzen Körper dar,

welcher durch eine doppelte Reihe dicht aneinander liegender cubischer, sehr pigmentreicher Zellen mit dem analog beschaffenen Schlundepithel zusammenhing. . . .“

Da ich hier nur die Angabe über die erste Anlage der Schilddrüse hervorheben wollte, so verzichte ich darauf, auf die weiteren Stadien einzugehen. Es geht, meiner Ansicht nach, aus der obigen Schilderung hervor, dass an der Bildung der Schilddrüse zwei Bestandtheile participiren, die Verdickung des Verbindungsstückes der Schlundbogen und die Ausstülpung des Schlundepithels. Die Darstellung ist nicht ganz klar, wie es mir scheint, und die beigegebenen Zeichnungen sind nicht dazu geeignet, die Sache klarer zu machen, denn sie stellen nur die Ausstülpung dar, aber das Verhältniss zu dem Verbindungsstück ist nicht berücksichtigt.

Götte[1]) deutet ganz kurz die Entwickelung der Schilddrüse bei Bombinater an. Er sagt: „Die Schilddrüse entwickelt sich aus einer Grube des Darmblattes, welche als Rest der früher bestandenen, durch die mediane Verwachsung der Oberhaut und des Darmblattes hervorgerufene Einsenkung des letzteren hinter dem Unterkieferbogen zurückbleibt. Anfangs hängt sie noch nach vorn mit der medianen Schädelwand zusammen, welche jenen Bogen durchsetzt; nach dem Schwunde derselben erscheint die Anlage der Schilddrüse als ringsum freie, trichterförmige Vertiefung des Darmblattes, welche durch die geschilderte Ausdehnung des Mundhöhlenbodens in den vorderen Theil des Zungenbeinbogens geräth und dadurch von vorn her einen Einschnitt in dessen Seitenplatte veranlasst. . . .“ „Eine ausführliche Entwicklungsgeschichte der Schilddrüse des Frosches hat W. Müller gegeben.“

Es scheinen die Schilderungen von Müller und Götte viel Uebereinstimmendes zu haben, aber ganz klargelegt ist die Sache noch nicht. Balfour[2]) sagt gelegentlich der Schilddrüsenbetrachtung folgendes: „Der eigenthümliche Zusammenhang des Thyreoiddivertikels mit der Epidermis bei den Amphibien ist von Götte bei Bombinater und von Scott und von Osborn bei Triton beobachtet worden. Es ist nicht leicht leicht einzusehen, welche Bedeutung dieser Zusammenhang hat.“

Wir sehen somit, dass die Abhandlung von W. Müller nicht

---

1) Entwicklungsgeschichte der Unke. Leipzig 1874. p. 667.

2) Handbuch der vergleichenden Embryologie. Bd. II. 1881. p. 684.

so gut fundirte Thatsachen bringt, dass wir sie als Grundlage für allgemeine Schlussfolgerungen zu benutzen vermöchten. Auf die phylogenetische Bedeutung der Schilddrüse, die von W. Müller angedeutet worden ist und dann von Wiedersheim zu einer Theorie erhoben wurde, werde ich später zurückkommen.

Seessel[1]) ist der letzte Forscher, der Ausführliches über die Entwicklung der Schilddrüse beim Hühnchen mittheilt. Er beginnt zunächst seine geschichtliche Mittheilung mit dem Satze: „Nach Remak beginnt die Entwicklung, wie bei allen drüsenartigen Organen des vegetativen Systems, bei der Schilddrüse mit einer Ausstülpung des Darmdrüsenblattes.“ Wir sehen also, dass auch ihm nur die Angabe der Ausstülpung aufgefallen ist. Er citirt sodann die ganze Angabe von Remak und theilt über seine eigenen Beobachtungen folgendes mit: „Gegenüber anderen Forschern muss ich behaupten, dass bereits im Laufe des zweiten Tages, während der Kopf noch nicht zur Seite gedreht ist, oder doch die Drehung erst beginnt und nur zwei Schlundbogen deutlich angegeben sind, eine an Stelle der zukünftigen Drüsenentwicklung gelegene Verdickung der Schlundwände mit sehr geringer Vorbuchtung zu bemerken ist. Die vorgebuchtete Stelle ragt in den Bulbustheil des Herzens hinein, bildet einen gegen die Schlundhöhle offenen stumpfen Winkel und liegt ungefähr in der Höhe des Ohrbläschens. Zu Anfang des dritten Tages ist die winklige Vorbuchtung sehr deutlich ausgeprägt. Sie liegt genau in der Mittellinie in der Höhe der Labyrinthblase, ragt frei in den Bulbustheil des Herzens hinein. . . .

In der Mitte des dritten Tages ist die Ausbuchtung noch deutlicher ausgebildet und liegt immer noch genau in der Mittellinie. . . .

Gegen Ende des dritten Tages bilden die Wände der Ausbuchtung mit der Schlundwand einen rechten Winkel, dieselbe ragt noch frei in den Bulbustheil des Herzens hinein. In der Mitte der Ausbuchtung habe ich eine feinkörnige, durch Carmin dunkelgefärbte Masse liegen sehen, wie ich sie in anderen Höhlen niemals beobachtet. Dieselbe sandte nach der Wandung zu feine Fäserchen aus, über deren Natur ich trotz meiner Bemühungen nicht klar werden konnte.

---

1) Zur Entwicklungsgeschichte des Vorderdarms. Archiv für Anatomie und Physiologie, anat. Abth. 1877.

Mit Beginn des vierten Tages vollendet sich die Abschnürung der Drüse von annähernd ellipsoider Gestalt. Sie liegt in der Mittellinie und grenzt dicht an das Schlundepithel an. Der Bulbustheil des Herzens hat sich etwas von ihr entfernt und ist durch eine Faserlage von ihr geschieden. — Die Drüse zeigt eine aus Spindelzellen zusammengesetzte Kapsel, während im Innern noch immer die oben erwähnte feinkörnige, von Fasern durchwebte Substanz liegt, welche einigermassen an adenoides Gewebe erinnert.

Zu Ende des 4. Tages. . . . Die Drüse hat eine aus Spindelzellen bestehende Hülle, die peripheren Zellen der Drüsen sind radiär gestellte Cylinderzellen, während sie im Innern rundlich oval sind und nicht festgedrängt aneinander liegen. In der Mitte findet sich eine Höhle von 125 μ Durchmesser, von einem Verbindungscanal mit der Schlundhöhle konnte ich nichts bemerken.

Am 5. Tage hat die Drüse eine mehrschichtige aus Spindelzellen bestehende Hülle. Ihre Substanz besteht peripher aus cylindrischen, im Innern aus cubischen Zellen, zwischen welchen septa auftreten. Zu dieser Zeit erfolgt nach Götte und Müller die Theilung in der Mitte. Von den Forschern ist dies nicht direct beobachtet worden. Mir ist es auch nicht gelungen. Aber ich glaube mit Müller, dass Götte's Ansicht nicht richtig sei, denn zu dieser Zeit ist die Drüse solid.

Am 7. Tage stellt die Drüse 2 solide ovale Körper dar."

His[1]) machte die Angabe, dass „aus dem seitlichen Abschnitte des Kopfdarmes sich die Schilddrüsen und deren von Remak geschilderte Nebenschilddrüsen entwickeln" und gibt eine dazu gehörige Abbildung. Er hat indess später seine Ansicht zu Gunsten derjenigen von Seessel geändert (p. 109. A. m. Embryonen).

Die erste ausführliche und genaue Angabe über die erste Anlage und Entwicklung der Schilddrüse der Säugethiere bringt Kölliker[2]). Er theilt seine Erfahrungen, speciell am Kaninchen gemacht, mit:

„Bestimmt ausgeprägt und deutlich als solche erkennbar, fand ich die Schilddrüse bei Kaninchenembryonen von 10 Tagen, zu

---

1) Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbelthierleibes. Leipzig 1868. p. 144.

2) Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. 2. Auflage. Leipzig 1879. p. 871.

der Zeit, in welcher auch Lunge, Leber und Pancreas in der ersten Anlage begriffen ist. In beiden Ansichten (Fig. 532 und 533) zeigt sich die Schilddrüse als eine warzenförmige Verdickung des Epithels des Schlundes, in der Höhe und im Winkel der vordersten Aortenbogen. . . .

Die Form der Schilddrüsenanlage im Querschnitte war entweder die einer nach beiden Seiten ziemlich gleich gewölbten Warze und fand sich diese vorwiegend bei jüngeren Embryonen, oder es war das Organ gegen den Schlund zu mehr eben und nur nach aussen gegen die Aorta gewölbt. In allen Fällen aber bestand das Organ durch und durch aus kleinen rundlichen Zellen, die nur gegen die Schlundhöhle und an den Uebergangsstellen des Organes in das benachbarte Schlundepithel eine mehr cylindrische Gestalt annahmen.

Die im Vorigen geschilderte und abgebildete Form ist nicht die allerjüngste, in der die Schilddrüse auftritt, vielmehr glaube ich, als erste Anlage eine Ausbuchtung der vorderen Schlundwand mit verdicktem Epithel bezeichnen zu müssen, die ich bei Emcryonen des 9. Tages an der Theilungsstelle des vordersten Aortenbogens beobachtete. . . .

„Diesem zufolge ergibt sich wenigstens insofern eine Ueberstimmung zwischen den Saugern und dem Hühnchen, als auch bei den ersteren eine Ausbuchtung des Pharynxepithels bei der Bildung der Schilddrüse das Primäre ist, wogegen allerdings die Ausbuchtung nicht als solche zu einer Blase sich abschnürt, sondern in zweiter Linie durch Wucherung ihrer Elemente sich zu einem warzenförmigen Vorsprunge umgestaltet und dann erst vom Epithel sich löst.“

Nachdem ich bei der Wiedergabe der Beschreibungen von Remak, Götte und Seessel ausdrücklich hervorgehoben habe, dass diese Autoren auch beim Hühnchen eine Verdickung des Epithels der vorgebuchteten Stelle angeben, liegt der Gedanke nahe, dass vielleicht die Uebereinstimmung eine noch viel grössere ist, als es auf den ersten Blick scheint. Ganz besonders ist die oben citirte Angabe von Götte, der von einem Eindringen des Zellenhaufens in die Faserwand und Abschnürung desselben spricht. Die weiteren Entwicklungsstadien gestalten sich allerdings verschieden. Während sich beim Hühnchen ein Bläschen mit verschieden gestalteten Zellen bildet, tritt beim Kaninchen ein solider

Körper auf, der durch und durch aus kleinen rundlichen Zellen besteht. Nach dem gegenwärtigen Stande der Histiogenese können uns indess solche Thatsachen nicht befremdend scheinen, aber um so interessanter sind dieselben vom allgemein-embryologischen Standpunkte aus.

In den bis jetzt betrachteten Arbeiten ist, wie wir gesehen haben, übereinstimmend die Ansicht vertreten worden, dass die erste Anlage der Schilddrüse sich in der Medianlinie bildet, somit also eine unpaare Mediane sei. Dem gegenüber ist in der neuesten Zeit von zwei Autoren, Wölfler[1]) und Stieda[2]) fast gleichzeitig und ganz unabhängig von einander eine andere Ansicht ausgesprochen worden. Es gebührt beiden Forschern das Verdienst, darauf hingewiesen zu haben, dass dem Epithel der sogenannten Schlundspalten eine grosse Rolle bei der Entwicklung der Schilddrüsen und Nebenschilddrüsen zukommt. Beide Autoren sind auf Grund ihrer Untersuchungen sogar zu der Ansicht geführt worden, dass das Epithel der Schlundspalten einzig und allein die Anlage für die Schilddrüse abgibt, somit also die Anlage derselben, im Gegensatze zu der bis jetzt herrschenden Auffassung eine paarige, bilaterale ist. Dieses von beiden Autoren so übereinstimmende Resultat ist um so bemerkenswerther, als die Ausgangspunkte und die Methode der Untersuchungen ganz verschiedene waren.

Als Veranlassung zu den Untersuchungen diente Stieda die von Kölliker aufgestellte Behauptung über die Entwickelungsgeschichte der Gl. Thymus. Im Gegensatze zu der bis dahin herrschenden Meinung, dass die Thymus als eine Lymphdrüse aufzufassen ist, und ihren Ursprung von dem mittleren Keimblatte nimmt, glaubte Kölliker auf Grund seiner Studien an Säugethierembryonen schliessen zu müssen, dass dieselbe ein epitheliales Organ sei. Stieda fand, mit Rücksicht auf seine anderweitigen entwickelungsgeschichtlichen Studien, diese Behauptung sehr annehmbar, und unternahm eine eingehende Prüfung derselben. Schon auf Grund einiger Querschnitte konnte er sich leicht überzeugen,

1) Wölfler, Ueber die Entwicklung und den Bau der Schilddrüse Berlin. Reimer 1880.

2) L. Stieda, Untersuchungen über die Entwicklung der Glandula Thymus, Glandula Thyreoidea und Gl. Carotica. Leipzig. Engelmann 1881.

dass Kölliker Recht hatte. Nun erhob sich die Frage, woher stammt das Epithel der embryonalen Thymus? „Die Lösung dieser Frage, sagt er, war nicht so leicht gefunden, als es auf den ersten Blick scheinen möchte und als es vielleicht der eine oder der andere Forscher annehmen dürfte mit Hinblick auf die beigefügten Zeichnungen.“ Trotzdem dass er viele Embryonen in Serienschnitte zerlegt hat, konnte er zu keinem Resultate gelangen, weil die übliche Querschnittrichtung nicht geeignet war, einen Zusammenhang der Thymus mit dem Schlundepithel, wie es Kölliker vermuthete, nachzuweisen. Nach langem Probiren fand er die schräg nach vorn (unten) geneigte Richtung als die einzig richtige. Er gelangte aber noch lange Zeit zu keinem Resultate, weil in früheren Entwickelungsstadien sich die Anlage der Thyreoidea und noch mehr die Anlage der Carotidendrüsen als ein störendes Element in Bezug auf die Untersuchung der Thymus hineindrängt. Er wurde dadurch geradezu gezwungen, auch die Entwickelung der Thyreoidea mit zu verfolgen. Auf Grund seiner Untersuchungen — hauptsächlich an Schweine- und Schafembryonen ausgeführt — konnte er in Bezug auf die Thymus die Behauptung Kölliker's bestätigen, indem er festzustellen vermochte, dass dieselbe ein paarig angelegtes epitheliales Organ sei und dass dieses Epithel von einer Schlundspalte herstamme.

Bezüglich der Schilddrüse fasst er seine Ansicht folgendermassen zusammen (p. 32):

„Die Schilddrüse hat ihre erste epitheliale Anlage in einer paarigen Wucherung des Epithels an der Stelle, wo der Rest der epithelialen Auskleidung einer Kiemenspalte mit dem Rachenepithel zusammenstösst. — Sobald jene erste seitliche oder paarige Anlage da ist, so wächst das Epithel zur Mitte zu, so dass sehr früh schon auch der mittlere Theil der Thyreoidea im Embryo erscheint. Durch diese Darstellung, dass die Thyreoidea ebenso wie die Thymus eine paarige Anlage besitzt, bin ich mit ganz direkten Angaben Kölliker's im völligen Widerspruch.

„Ich muss offen gestehen“, fährt Stieda fort, „dass ich lange gezögert habe, die Bildung der Thyreoidea aus paarigen von der Seite zur Mitte wachsenden Anlagen anzuerkennen, weil meine eigenen Präparate mir nicht überzeugend genug schienen. — Allein, wenn die Schilddrüse sich nicht so entwickelte, wie ich aus meinen Präparaten schliesse, so hätte ich doch eine andere

Bildungsweise finden müssen. — Aber ich habe nichts gesehen, was ich als unpaare Anlage hätte deuten können. — Das frühe Auftreten des mittleren Abschnitts der Thyreoidea in Form eines einzigen quer über die Trachea laufenden soliden Zellenstrangs (ziemlich gleichzeitig mit der Anlage des embryonalen Thymuskanals) leitete meine Aufmerksamkeit immer auf die Mittellinie des Embryo, um hier die unpaare Anlage nach Kölliker zu finden." Stieda schildert dann seine vielfachen vergeblichen Versuche in dieser Beziehung und fährt nun, p. 34. l. c. betreffs der zugehörigen Kiemenspalte fort: „Ich bin in Betreff der Frage, um welche Kiemenspalte es sich hier handelt, zu keiner ganz sicheren Ansicht gelangt. Nach den Ergebnissen meiner Untersuchungen bei Schweine-Embryonen glaubte ich mich für die letzte (4.) Kiemenspalte entscheiden zu müssen, wobei ich dann annahm, dass aus dem lateralen Theil die Thymus, aus dem medialen, unmittelbar an die Pharynx heranreichenden Theil die Thyreoidea ihre embryonale Epithelanlage beziehe. Die Ergebnisse meiner Untersuchungen an Schaf-Embryonen haben mich aber etwas davon abgebracht; es hat mir scheinen wollen, als ob die 3. und 4. Kiemenspalte mit ihren medialen Enden an einer und derselben Stelle in den Pharynx münden. — Darnach würde ich annehmen, dass die Gl. thyreoidea aus der 4. Spalte, die Gl. thymus aus der 3. Spalte hervorgehe. Oder aber ich muss annehmen, dass beide Organe aus einer und derselben Spalte (der 3. oder 4.) ihre Anlage beziehen."

Wir sehen hieraus, dass Stieda sich die grösste Mühe gegeben hat, möglichst objectiv den Gegenstand zu untersuchen. Er hat alles berücksichtigt, was etwa in Frage kommen konnte, und gelangte auf Grund seiner Untersuchungen zu der Schlussfolgerung, dass der Entwicklungsmodus der Schilddrüse, wie er von den verschiedenen Forschern beim Hühnchen und von Kölliker beim Kaninchen beschrieben worden ist, beim Schwein und Schaf, an denen er hauptsächlich seine Untersuchungen angestellt hat, nicht stattfindet. In diesem negativen Befunde liegt der Schwerpunkt der so wichtigen Monographie von Stieda.

Stieda ist in seiner Darstellung von der allgemein üblichen Form abgewichen, indem er die Zusammenfassung seiner Resultate nicht am Schlusse, sondern gleich am Anfange der Abhandlung hinstellte. Er glaubte dadurch, wie er sagt, die Aufmerksam-

keit der Leser sicherer zu fesseln, und wahrscheinlich aus demselben Grunde hat er da seine Hypothese bezüglich der Gl. Thyreoidea mit grösserer Sicherheit betont als es im Texte selbst geschehen war. Er hat aber dadurch seiner in so vielen Beziehungen werthvollen Monographie einen schlechten Dienst erwiesen, denn während er selbst zugiebt, dass seine Präparate wegen der Lückenhaftigkeit des ihm vorgelegenen Materials nicht überzeugend genug seien, um die Frage endgültig zu entscheiden, hat er im Resumé der geläufigen Ansicht über die Entwickelungsgeschichte der Gl. Thyreoidea den Nagel auf den Kopf getroffen. Durch dieses Vorschieben der Hypothese in den Vordergrund hat er die Aufmerksamkeit der Autoren von dem Texte selbst abgelenkt, und manche von ihm auf so mühevollem Wege gefundene richtige Thatsache wird nun irriger Weise anderen Forschern zugeschrieben (cf. z. B. Kölliker, Grundr. d. E.-G. II. Aufl. p. 369).

Wenn ich oben angegeben habe, dass Wölfler zu demselben Resultate gelangt sei, wie Stieda, indem er ebenfalls eine bilaterale paarige Anlage für die Schilddrüse gefunden hat, so muss ich doch sagen, dass die Genauigkeit der Untersuchungen betreffs des uns hier interessirenden Punktes derjenigen von Stieda bedeutend nachsteht. Es blieb ihm der Zusammenhang der Thymus mit dem Epithel der Kiemenspalten unbekannt und deshalb konnte er leicht dem Irrthume verfallen, die Anlage derselben mit derjenigen der Thyreoidea zu verwechseln. Das ist auch in der That geschehen, wie aus den seiner Monographie beigelegten Zeichnungen ganz unzweideutig hervorgeht. Ferner begnügte er sich damit, Fortsätze der Schlundspalten, im Bogen nach der Mittellinie verlaufend gesehen zu haben, um daraus schon den Schluss zu ziehen, dass das Epithel derselben die alleinige Anlage der Thyreoidea sei. Ob noch ausserdem eine mediane Anlage existirt, und ob aus dem Epithel der Schlundspalten noch etwas anderes entsteht, hat er, wie aus der Beschreibung hervorgeht, nicht weiter verfolgt. Es schien ihm seine Annahme so plausibel, dass er sogar die Angaben der Forscher über die Anlage der Thyreoidea beim Hühnchen und anderen Thieren, ohne diese selbst weiter zu untersuchen, als irrthümlich erklärte. Er versuchte diese Angaben in der Weise entstanden zu erklären, dass er annimmt, die betreffenden Forscher hätten auf dem Sagitalschnittbilde das mediale Ende des Fortsatzes des Schlundspaltenepithels für eine Ausbuch-

tung der ventralen Schlundwand gehalten. Abgesehen davon, dass keine Berechtigung vorliegt, die Befunde an Säugethierembryonen dazu zu verwenden, eine Erklärung dafür zu geben für die von andern gemachten Beobachtungen am Hühnchen, so ist auch für die Säugethiere diese Vermuthung nicht richtig; denn es reichen, wie wir später sehen werden, die ventralen Fortsetzungen der Schlundspalten lange nicht bis zur Mittellinie heran. Es kann somit auf einem Sagittalschnitte, der ziemlich durch die Mittellinie geführt ist, das mediale Ende gar nicht getroffen sein.

Die neueste Bearbeitung dieses Gegenstandes rührt von Born[1]) her. Die Untersuchung, die zuerst allein auf die Entwicklung der Gl. Thyreoidea gerichtet war, erweiterte sich durch die Anwendung seiner Methode der plastischen Reconstruction zu einer Bearbeitung der Schicksale der Schlundbögen und Schlundspalten sowie der Entwicklung der Gebilde, die zu denselben in Beziehung stehen.

Bezüglich der Thymus konnte er die Angaben Stieda's bestätigen und war auch in der Lage, festzustellen, dass sie sich aus der dritten Kiemenspalte entwickelt, wie es Stieda auch vermuthete.

Was die Thyreoidea anbelangt, so ergab sich, dass dieselbe, wie Stieda gefunden hat, allerdings aus den ventralen Fortsätzen des Schlundspaltenepithels eine paarige Anlage entnimmt. Er fand aber, dass das Mittelstück, was auch Stieda gesehen und verfolgt hat, nicht in der Weise entsteht, wie es Letzterer für wahrscheinlich hielt. Wir haben früher gesehen, dass Stieda annehmen zu müssen glaubte, dass dieser mittlere Theil schon in einem sehr frühen Stadium aus den seitlichen Anlagen hervorwachse. Demgegenüber fand Born, dass dieses mittlere Stück ganz unabhängig von den lateralen Anlagen in der Höhe der zweiten Kiemenspalte entsteht. Er glaubt aus seinen Präparaten schliessen zu dürfen, dass diese mediane Anlage aus der ventralen Schlundwand hervorgehe und durchaus dasselbe Ansehen wie jede andere Drüsenlage habe. Erst später verschmelzen die beiden lateralen Theile mit den medialen zu einem einheitlichen Gebilde.

1) G. Born, Ueber die Derivate der embryonalen Schlundbogen und Schlundspalten bei Säugethieren. Archiv für mikrosk. Anatomie. Bd. XXII. p. 271.

Bei der Darlegung meiner eigenen Untersuchungen werde ich Gelegenheit haben noch genauer auf die Abhandlung von Born einzugehen.

His[1]) glaubt beim Menschen eine paarige epitheliale Anlage der Gl. Thymus und eine unpaarige mediale Anlage der Gl. Thyreoidea annehmen zu müssen. Auf die von His beigebrachten Zeichnungen werde ich später zu sprechen kommen.

Kölliker hat in der neuesten zweiten Auflage seines Grundrisses der Entwicklungsgeschichte sich dahin geäusserst, dass Stieda irre, wenn er meine, dass die Gl. Thyreoidea allein aus den lateralen Anlagen entstehe. Wenn Kölliker somit die Ansicht über eine mediane unpaare Anlage auch festhält, so scheint er doch damit der Ansicht über die paarige laterale Anlage eine Existenzberechtigung nicht absprechen zu wollen. Er würde somit die Ansicht von Born acceptiren.

Ueberblicken wir das Ergebniss unseres literarischen Excurses, so erscheint uns die Uebereinstimmung in den Angaben der verschiedenen Forscher lange nicht in so rosigem Lichte, wie es denjenigen Autoren vorgeschwebt hat, welche geglaubt haben, allgemeine, für die ganze Thierwelt gültige Gesetze aufstellen zu können. Wir haben vielmehr die Einsicht gewonnen, dass während Remak, Goette, Seessel u. a. m. beim Huhne eine unpaare mediane Anlage der Thyreoidea angeben, Wölfler und Stieda bei Säugethieren eine paarige laterale Anlage derselben beobachtet haben, und Born endlich beim Schweine gleichzeitig eine paarige und unpaarige gefunden hat. Letzterer ist sogar, wie wir früher gesehen haben, der Ueberzeugung, dass dieser doppelte Entwicklungsmodus in der ganzen Wirbelthierreihe vertreten ist. Wir haben ferner gesehen, dass Remak, ebenso wie Goette, die erste Anlage der Gl. Thyreoidea nicht als einfache Ausstülpung des Darmepithels schildert, wie es bei der Anlage anderer Drüsen der Fall ist. Beide Autoren geben vielmehr, ohne aber besonderes Gewicht darauf zu legen, übereinstimmend eine solide Verdickung des Darmepithels als den primären Process an. Dieser Punkt ist um so mehr von Bedeutung, als Kölliker diesen Entwicklungsmodus auch beim Kaninchen beobachtet hat. Auffallend erscheint es, dass diese Angabe von niemandem bis jetzt gewürdigt worden ist.

---

1) His, Anatomie menschlicher Embryonen I. 1880. Leipzig.

Wir finden somit die Frage über die erste Anlage der Gl. Thyreoidea noch lange nicht erledigt und werden uns eingestehen müssen, dass die vorliegenden Beobachtungen bei weitem nicht ausreichen, um etwas Sicheres über die phylogenetische Bedeutung dieses Gebildes aussagen zu können.

Auf Anempfehlung des Herrn Prof. Dr. Waldeyer, dem ich hier meinen aufrichtigen Dank ausspreche, habe ich es unternommen, durch eigene Untersuchungen, sowie durch das Studium der wichtigsten diesbezüglichen Literatur die vorliegenden Angaben über die Entwicklungsgeschichte der Gl. Thymus, besonders aber der Gl. Thyreoidea einer Prüfung zu unterwerfen.

Als Material, speciell für diese Aufgabe, standen mir hauptsächlich Schweineembryonen der verschiedensten Stadien zur Verfügung. Ausserdem war ich in der Lage, eine Präparatensammlung von Hühnerembryonen, die ich mir zur eigenen Belehrung, ohne einen speciellen Zweck zu verfolgen, im Laboratorium der Anatomie zu Leipzig[1]) während meines Studiums daselbst angefertigt hatte, und die ich in der letzten Zeit durch neue vervollständigte, für den hier verfolgten Zweck benutzen zu können. Während der Bearbeitung dieses Manuskripts gelang es mir ausserdem noch einige ganz junge Kaninchenembryonen untersuchen zu können. Wenn ich es auch sehr gewünscht hätte, alle Entwicklungsstadien des letzteren, sowie noch anderer Thiere in den Bereich meiner Untersuchungen gezogen zu haben, so glaube ich doch, dass die Veröffentlichung der Resultate meiner Untersuchungen, die mich wegen des in der gewünschten Qualität schwer zu erlangenden Materials schon ziemlich lange Zeit in Anspruch ge-

---

1) Mein hochgeehrter Lehrer, Herr Prof. His, war so freundlich, mir die Erlaubniss zu geben, die reichen Hülfsmittel des Laboratoriums für den genannten Zweck benutzen zu dürfen. Ich erfülle nur eine angenehme Pflicht, wenn ich die sich mir hier darbietende erste Gelegenheit ergreife, um dafür demselben, sowie dem Prosector der Anstalt, Herrn Dr. Altmann, der mir mit seiner reichen practischen Erfahrung auf diesem Gebiete zeitweise freundlichst zur Seite stand, meinen besten Dank auszusprechen.

nommen haben, nicht ohne einiges Interesse sein werden. Die mir vorgelegenen Hühner- und Schweineembryonen haben sich mit der Zeit zu einer continuirlichen Serie der Entwicklungsstadien gestaltet, und ich glaube, dass es doch in Anbetracht dessen, dass viele Forscher hauptsächlich und manche ausschliesslich diese 2 Species für die Untersuchung herangezogen haben, viel wichtiger ist, eine Uebereinstimmung in den bereits vorliegenden Thatsachen zu erstreben, als auf Grund einzelner neuen Bruchstücke weitgehende allgemeine Betrachtungen anzustellen, die einer genauen Untersuchung gegenüber nicht stichhaltig sind und welche vielmehr eine richtige Erklärung der Thatsachen immer mehr erschweren. Es scheint mir dasselbe um so wichtiger, als bis jetzt nur Born von Säugethierembryonen eine continuirliche Serie der Entwicklungsstadien des Schweines untersucht hat. Ich verfüge jetzt über brauchbare Quer- und Längsschnittserien der Kopf-Halsregion von mehr als 30 Schweineembryonen der verschiedensten Stadien. Für die Beschreibung werde ich diejenigen herausgreifen, welche für das Verständniss des Entwickelungsganges der Drüsen am meisten demonstrativ sind und durch welche wir auch im Stande sind, über die Gegensätze, die in den Beschreibungen der verschiedenen Autoren sich finden, in's Klare zu kommen.

Des leichteren Verständnisses wegen glaube ich am zweckmässigsten so zu verfahren, dass ich nicht mit der Beschreibung eines allerjüngsten Stadiums beginne, sondern dasjenige Stadium zum Ausgangspunkte wähle, welches die morphologische Gestaltung der uns hier interessirenden Gebilde als bereits abgeschlossen zeigt. Ein solches Stadium ist dasjenige, in welchem der Embryo die Länge von 24 mm S. S.[1]) besitzt.

Zerlegt man die Halsregion eines solchen Embryo in Querschnitte und durchmustert dieselben der Reihe nach, so trifft man

---

1) Als Maasse habe ich die von His für jüngere Embryonen eingeführten benutzt. His misst die Länge von dem Nackenhöcker bis zu dem am meist vorspringenden Theile der Steisskrümmung und bezeichnet dieses Maass als Nackenlinie — N.L. Für ältere Embryonen habe ich dasjenige Maass, welches von Born angegeben worden ist, benutzt. Letzterer misst die grösste Gerade, die zwischen den Endpunkten des natürlich zusammengekrümmten Embryos zu ziehen ist und bezeichnet dieselbe nach ihren Endpunkten als Steiss-Scheitellinie = S.S.

die hier liegenden Gebilde in einem topographischen Verhältnisse, welches durchaus demjenigen des Erwachsenen entspricht. Fig. 1—4 sind den Schnitten 88, 90, 92, 94 der Serie eines Embryo von 24 mm S. S. entnommen, und dessen Kopf-Halsregion ich in Schnitte von $^1/_{20}$ mm Dicke zerlegt habe. Die Schnitte sind etwas schräg in der Richtung von rechts nach links verlaufen und deshalb ist an einer Seite der Fig. der Durchschnitt der oberen Extremität (E) sichtbar. An Fig. 1 gelingt die Orientirung nicht schwer. Man erkennt das durchschnittene Centralnervensystem (n), an welchem man bereits die graue und weisse Substanz unterscheiden kann. Vor dem Centralnervensystem ist ein noch knorpelig angelegter Wirbelkörper (w) sichtbar. Weiter nach vorn ist der Durchschnitt des Darmrohres (d) getroffen, und vor demselben liegt die Trachea (tr); beide sind mit einem deutlichen Epithel ausgekleidet. An den lateralen und ventralen Aussenflächen der Trachea ist bereits die erste Anlage des knorpeligen Gerüstes (kn) desselben angedeutet. In einer Entfernung von 0,1 mm von der Trachea sieht man ein halbmondförmiges Gebilde (S), welches wir seiner topographischen Lage, sowie seinem feineren Baue nach als die Gl. Thyreoidea erkennen. Sie besteht, bei stärkerer Vergrösserung betrachtet, aus Zellensträngen, die sich netzartig verbinden und in dessen Maschen Blutgefässe in mehr oder weniger ausgebildeter Form wahrzunehmen sind. Die Anlage der Musculatur (m) tritt schon deutlich hervor. — Die Betrachtung der nächstfolgenden Schnitte lässt uns die Form der Schilddrüse zu dieser Zeit deutlich erkennen. In Fig. 2 stellt sich uns dieselbe aus 2 Theilen bestehend dar, die durch eine Lücke von einander getrennt sind. In Fig. 3 sehen wir nur eine Hälfte derselben und in Fig. 4 ist nichts mehr von ihr wahrzunehmen. Denken wir uns alle Schnitte — die der Reihe nach dazwischen liegenden, hier nicht abgezeichneten, mit einbegriffen — aufeinander gelegt und beachten dabei die etwas schräge Richtung derselben, so sehen wir leicht ein, dass die Lücke nicht durch die ganze Dicke des Gebildes durchgeht, sondern nur eine rinnenförmige Vertiefung darstellt. Ich will hier gleich hervorheben, dass im weiteren Verlaufe der Entwicklung, den wir hier nicht berücksichtigen, die Rinne keine weitere Ausbildung erleidet. Sie bildet sich weder zu einem Spalte aus, um die Thyreoidea in 2 Theile zu trennen, noch nimmt sie an Breite zu, um etwa einen isthmusähnlichen,

mittleren Theil zu bilden. Das Organ stellt vielmehr auch später, wie ich das in Uebereinstimmung mit den anderen Autoren constatiren kann, einen unpaaren ovalen, der Trachea anliegenden Körper dar. — Auf das Verhalten der Rinne in den früheren Stadien werde ich bei der Besprechung derselben noch zurückkommen.

Das topographische Verhalten der Gl. Thyreoidea in dieser und der nächstjüngsten Periode noch mehr zu veranschaulichen, ist die Fig. 5 geeignet. Sie ist einem Sagittalschnitte eines Embryo von 20 mm S. S. entnommen. Man erkennt die Wirbelsäule (w), die Schädelbasis (SB), den Unterkiefer mit Zunge (Uk), das Herz (H) und die Leber (Lb). Vom Herzen aus geht in der Richtung nach hinten oben der Aortenbogen (Ao) ab, und über demselben liegt ein ovaler Körper, die Schilddrüse (S). Dieselbe ist mittelst einiger sie durchwandernder Gefässe (in den Zeichnungen mit schwarzen Strichen angedeutet) in mehrere Haufen gesondert, von denen wir auf diesem Schnitte drei erblicken. Dorsalwärts von der Thyreoidea sieht man als Fortsetzung der Mundbucht (Mb) den Pharynx (Ph) und im weiteren Verlaufe das Schlundrohr (Oe) vorüberziehen. Zwischen letzterem und der Schilddrüse sieht man die Trachea (tr) liegen, der von der Pharynxhöhle aus eine im Bogen verlaufende Einbuchtung — der embryonale Larynx (K) — entgegenkommt. Die Lücke im Verlaufe der Luftröhre ist dadurch bedingt, dass letztere einen etwas gewundenen Gang nimmt. Der hier fehlende Theil ist auf den darauf folgenden Schnitten der Serie, die hier nicht wiedergegeben sind, deutlich sichtbar.

Die Verhältnisse in einem nächstjüngeren Stadium stellen die Fig. 6—9 dar. Sie sind einem Embryo von 18 mm N. L. entnommen und entsprechen den Schnitten 76, 75, 73, 71 der Serie. Es sind die einzelnen Theile in den Zeichnungen, nach Vergleich mit dem bereits beschriebenen leicht zu erkennen. Was die Schilddrüse in diesem Stadium betrifft, so sehen wir dieselbe in Fig. 6 ebenfalls bogenförmig vor der Trachea liegen; sie unterscheidet sich aber von der in Fig. 1 dargestellten. Sie ist nicht mehr so compact und dick, ist mehr in querer Richtung ausgezogen und in Fig. 7, die dem nächstfolgenden Schnitte entspricht, sieht sie mehr bandartig aus. Es entspricht diese Form dem Bilde, welches Born in seiner Fig. 11 für die Thyreoidea in diesem Stadium gibt. Es fällt in der Fig. auf, dass das Band nicht in seiner ganzen Länge

gleichmässig dick ist, sondern die beiden lateralen Enden desselben sind verdickt, besonders deutlich tritt dieses in der linken Hälfte des Präparates hervor. Diese Verdickung spielt, sowohl in der Stieda'schen wie in der Born'schen Auffassung über die Entwicklung der Thyreoidea eine hervorragende Rolle, und wir wollen deshalb gleich hier auf die Erörterung dieses Punktes eingehen, dann können wir uns in der weiteren Beschreibung kürzer fassen.

Wenn wir Fig. 6 und 7 mit Bezug auf diesen Punkt genauer ansehen, so finden wir, dass die Verdickung durch ein Nebeneinanderliegen von 2 Bestandtheilen in Fig. 6 und Verschmolzensein derselben in Fig. 7 bedingt ist. Ich habe durch verschiedene Schattirung die beiden Theile von einander hervorzuheben gesucht. In den Präparaten selbst ist ein demgemässer Unterschied in der Intensität der Färbung durch Haematoxylin wie Carmin vorhanden. In welchem Verhältnisse stehen nun diese beiden Theile zu einander? — Es liegen offenbar zwei Möglichkeiten vor. Erstens kann einer der Theile (Ms oder Ls) als Ursprungsquelle für den andern gedient haben, so dass einer von dem anderen hervorwuchs. Zweitens können wir uns aber auch denken, dass beide Theile, sowohl (Ls) als auch (Ms) ganz unabhängig von einander entstanden seien — der eine von der Seite, der andere von der Mitte her — und dass dieselben an der Stelle, wo wir sie zusammenliegen sehen, zusammentrafen, um eine Verschmelzung einzugehen. Beide hier angegebenen möglichen Annahmen haben ihre Vertreter gefunden. Wie wir oben gesehen, hat der Autor, der zuerst dieses Bild gesehen hat — Stieda —, die Erklärung desselben im Sinne der ersten Annahme gegeben, indem er geglaubt hat annehmen zu müssen, dass der Theil (Ms) aus den Theilen (Ls) seinen Ursprung nahm. Demgegenüber hat später Born geglaubt, auf Grund seiner Untersuchungen die vorliegende Thatsache im Sinne der zweiten Annahme erklären zu müssen. Um das für und wider bei der Beurtheilung dieser beiden Hypothesen besser würdigen zu können, wollen wir zunächst die folgende Frage beantworten. Welche Beweise müssten beigebracht werden, um der einen oder anderen dieser beiden Annahmen zu festem Boden zu verhelfen?

Es leuchtet ein, dass die Beweisführung unbedingt an die Untersuchung einer continuirlichen Serie der Entwicklungsstadien gebunden ist. Zur Begründung der ersten Annahme müsste an

Präparaten demonstrirt werden, dass 1) die betreffenden Theile (Ls) und (Ms) in den früheren Entwicklungsstadien immer den Zusammenhang beibehalten, 2) dass der Zusammenhang der Theile (Ms) in der Medianlinie immer lockerer wird und dass dieselben sich allmählich nach ihren Ursprungsquellen (Ls) zurückziehen, 3) dass ein Stadium vorhanden ist, auf dem man noch nichts von den Theilen (Ms) sieht, da dieselben noch nicht aus den vermeintlichen Ursprungsstellen (Ls) hervorgekommen sind. Würden wir dagegen finden, dass 1) der Zusammenhang der Theile (Ls) und (Ms) immer lockerer wird, bis er durch das Auseinanderweichen der Theile völlig schwindet, 2) dass die Theile (Ms) in der Medianlinie als ein einheitliches Ganzes immer ungetrennt bleiben, dagegen in ihrer Länge durch die Entfernung von den Theilen (Ls) stetig abnehmen, 3) dass der Theil (Ms) bis in das früheste Stadium hinein, weit entfernt von den Theilen (Ls), in der Mittellinie des Halses liegt, dann müssten wir der zweiten Annahme mehr Existenzberechtigung zuerkennen. Wären wir ausserdem noch in der Lage, den Ursprung des Theiles (Ms) aus einer anderen Quelle zu beobachten, dann wäre die zweite Ansicht zu einer unzweifelhaft feststehenden Thatsache erhoben.

So einfach vielleicht auf den ersten Blick die Erledigung einer solchen Aufgabe auch scheinen mag, so scheitert doch die Lösung oder wird mindestens sehr erschwert durch Mangel an passendem Material, was denjenigen Beobachtern, die sich mit solchen Fragen befasst haben, gar wohl bekannt ist. Stieda standen nur einzelne Entwicklungsstadien zur Verfügung. Damit war aber auch die Möglichkeit einer vollständigen Erklärung der hier in Betracht kommenden, von ihm zuerst beobachteten Thatsachen, von vornherein ausgeschlossen. Was ihm an Material vorlag, hat er möglichst allseitig untersucht und genau beschrieben. Darin liegt der Werth seiner Monographie. Wir wollen nun sehen, durch welche Thatsachen er in der Lage war, seine Annahme zu stützen.

Das jüngste Stadium, welches er von Schweineembryonen untersuchen konnte, war 18 mm lang, also etwa demjenigen gleich, welches wir hier vor uns haben. Das Verhalten der Gl. Thyreoidea in diesem Stadium gibt er in den Fig. 1—3 wieder. Der Befund unterscheidet sich von den in unseren Fig. 6 und 7 dargestellten insofern, als kein Zusammenhang zwischen den Theilen (Ls) und

(Ms) zu constatiren ist. Nach ausführlicher Beschreibung der Präparate fügt er hinzu: „Dass diese vor der Trachea befindlichen, oben schon als Thyreoidea gedeuteten Epithelmassen sich aus den seitlichen Anlagen herausbilden, um in der Mitte sich zu vereinigen und nicht umgekehrt, daran zweifle ich gar nicht. — Einen directen Zusammenhang zwischen diesen beiden seitlichen Anlagen der Schilddrüse und des am Querschnitte sichtbaren Mittelstücks habe ich beim Schweine nicht gefunden und deshalb auch nicht zeichnen können. Nach dem, was ich aber beim Schaf gefunden (Fig. 10) kann ich keinen Augenblick zweifeln, dass das Mittelstück sehr früh aus dem seitlichen hervorwächst" (p. 17). Wir sehen hieraus, dass Stieda beim Schweine keine von den oben angedeuteten beweisfähigen Thatsachen beobachtet hat, die zu Gunsten seiner Annahme sprechen könnten. Was er beim Schweine beobachtet hat, spricht vielmehr dagegen.

Wie verhält es sich nun mit den Schafembryonen, die er für so ausschlaggebend erachtet hat? Seine Fig. 10 entspricht im Grossen und Ganzen meiner Fig. 7. Sie ist, seiner Angabe nach, einem Präparate von einem Schafembryo entnommen, der 18 mm an Länge mass. Dieses Präparat war die Grundlage für die von ihm gemachte Annahme. Was aber die jüngeren Stadien betrifft, die wir doch allein für entscheidend halten müssen, so sagt er: „Die Präparate, die ich von jüngeren Embryonen gewonnen habe, sind nicht demonstrativ genug gewesen, um mich von dem wirklichen Zusammenhang zu überzeugen" (p. 22). Letztere Angabe spricht aber auch mehr gegen als für seine Hypothese. Wir müssen somit sagen, dass, so richtig auch die von Stieda gemachten Beobachtungen sind, doch seine Erklärung derselben mindestens nicht ausreichend gestützt erscheint. Stieda war sich dessen selbst bewusst, indem er seine Mittheilungen als nichts Abschliessendes gebende betrachtet und den Forschern, die sich weiterhin mit dieser Frage beschäftigen würden, Embryonen von 12—16 mm Länge zur Untersuchung empfiehlt.

Wir müssten uns jetzt zur genaueren Betrachtung der zweiten, der Born'schen Hypothese wenden; indess, da meine Beobachtungen sich eng an die von Born gemachten anschliessen, so werde ich das bei der weiteren Beschreibung meiner eigenen Befunde mit erledigen können. Bevor wir zum Studium des nächstjüngsten Stadiums übergehen, wollen wir noch einen Blick auf

die mittlere Partie der Gl. Thyreoidea im vorliegenden Stadium werfen. Fasst man diesen Theil in's Auge, so ist ersichtlich, dass in der Mitte desselben eine starke Verjüngung vorliegt, welche wegen der schräg ausgefallenen Schnittrichtung in den verschiedenen Schnitten verschieden zum Vorschein kommt. Während dieselbe in Fig. 6 deutlich ausgeprägt ist, tritt in Fig. 7 an der entsprechenden Stelle eine Lücke auf, die in Fig. 8 — dem zweitnächsten Schnitte — noch grösser wird. An Fig. 9 ist von der Schilddrüse nichts mehr zu sehen. Denken wir uns die Schnitte der Reihe nach aufeinandergelegt, so finden wir, dass es sich auch hier, gleich wie im vorher betrachteten Stadium, um eine rinnenförmige Vertiefung handelt.

Das nächstjüngste Stadium, welches wir zu untersuchen haben, ist dasjenige von 16 mm N. L. Wegen der vielen wichtigen Thatsachen, die an den Präparaten dieses Stadiums zu constatiren sind, werde ich Präparate von mehreren verschiedenen Embryonen derselben Grösse besprechen, um alles Wichtige hervorheben zu können. Fig. 10 ist am besten geeignet, an der Hand der bisher betrachteten Thatsachen uns einen Schritt weiter zu führen. Wir erkennen in der Zeichnung den Durchschnitt des Schlundrohres (Oe) und ventralwärts von demselben denjenigen der Trachea (tr). Die Thyreoidea-Anlage ist hier noch mehr als im vorher betrachteten Stadium bandförmig ausgezogen. Die lateralen Enden sind nicht mehr verdickt. Wir machen vielmehr die Wahrnehmung, dass die Theile (Ls) und (Ms) viel weiter auseinander stehen, als in Fig. 6. Auf den darauf folgenden Schnitten der Serie habe ich dieselben ebenfalls getrennt angetroffen. Ventralwärts von der Schilddrüse tritt uns in der linken Seite der Figur ein neues schlauchförmiges Gebilde entgegen (Th). Es ist die von Stieda gefundene embryonale Thymus. Eine Verwechselung dieser beiden Gebilde ist nicht möglich. Während die Gl. Thyreoidea der Trachea näher liegt und von derselben nur durch mesodermales Gewebe getrennt ist, liegt die Gl. Thymus der dorsalen Herzwand näher und ist von der Thyreoidea durch ein Gefäss getrennt. Dieses Verhalten der Thymus ist von His auch beim Menschen gefunden worden und in seiner Taf. II Fig. 42 abgebildet. Das Gefäss ist in diesem Schnitte gerade nicht getroffen und deshalb auch nicht gezeichnet. Aber noch ein anderes sehr wichtiges Unterscheidungsmerkmal ist von Stieda zuerst hervorgehoben worden. Während nämlich

die Thymus hier nur aus Zellen besteht und an einigen Schnitten deutlich ein lumentragendes, schlauchförmiges Gebilde darstellt, zeigt die Thyreoidea eine starke Vascularisation. Bei stärkerer Vergrösserung sieht man, dass die Thyreoidea aus kleineren und grösseren, nach verschiedenen Richtungen verlaufenden Zellensträngen besteht, welche durch Blutgefässe in verschiedenen Stadien der Entwicklung von einander getrennt sind. Auch einzelne Zellen und Zellenhaufen liegen ungeordnet da und sind von Blutbestandtheilen umgeben. Deutlich wahrnehmbare Gefässwände habe ich hier in diesem Stadium nie beobachten können. Man macht vielmehr die Wahrnehmung, dass hier Drüsenzellen und Blutbestandtheile sich innig durchdringen.

Durchmustern wir eine andere Schnittserie desselben Stadiums, so finden wir im Grossen und Ganzen dasselbe Bild. Es unterscheiden sich indess die einzelnen Exemplare derselben Tracht in dem Grade der Ausbildung der einzelnen Theile, wie dies Born ebenfalls gefunden hat.

In den Fig. 11, 12 und 13, die einer Serie angehören, treten uns theils die Entwicklungsstufen von 18 mm N. L., theils diejenigen von 16 mm entgegen. Wir finden in Fig. 11 die Thyreoidea mit den charakteristischen Verdickungen an den lateralen Enden und in der Mitte des Gebildes die Lücke. In Fig. 12 finden wir die laterale Verdickung deutlich ausgeprägt, aber wie sich dieselbe hier darstellt, hat es mehr den Anschein, als ob sie durch Aufeinanderlagerung zweier Theile entstanden sei. Diese Deutung ist von Born zuerst ausgesprochen und in einem entsprechenden Bilde bei starker Vergrösserung wiedergegeben. Wir finden ferner in dieser Fig. 12 die schon in Fig. 10 aufgefundene embryonale Thymus. Es ist auch das schon hervorgehobene Merkmal — die Trennung der Thyreoidea von der Thymus durch ein Gefäss — hier deutlich constatirbar. An einem der darauf folgenden Schnitte, dem die Fig. 13 entnommen ist, sehen wir wieder die Thyreoidea in der geschilderten bandartigen Form. In der Medianlinie ist eine fast vollständige Vereinigung derselben vorhanden. Die Thymus ist wegen ihres gewundenen Verlaufes in mehreren Portionen getroffen.

Ich möchte hier noch ein paar Worte hinzufügen bezüglich der rinnenförmigen Vertiefung im Verlaufe der Thyreoidea, die uns überall entgegengetreten ist. Bei der Beschreibung seiner

Fig. 11 macht Born (p. 309) folgende auffällige Bemerkung: „Zufällig hängen auf diesem Schnitte die Theile der Thyreoidea in der Mitte nicht zusammen, ein Umstand, der vielleicht Stieda in der Annahme, dass die mittleren Theile aus den seitlichen hervorwachsen, bestärkt hatte." Ich habe diesen Befund an allen Embryonen ohne Ausnahme constatiren können. Nach der von mir oben gegebenen Erklärung dieser Thatsache muss uns ja auch dieses Bild auf dem Querschnitte entgegentreten und kann es daher nicht als ein zufälliges bezeichnet werden.

Durchmustern wir noch einige Schnitte eines ebenfalls 16 mm langen Embryo. Die Fig. 14—16 sind der Schnittserie eines solchen entnommen. Wir erkennen in den Fig. 14 und 15 die schon besprochenen Theile wieder. Die Thyreoidea ist von stärkeren Gefässen (mit schwarzen Strichen angedeutet) durchzogen. Daneben liegen von beiden Seiten Theile der embryonalen Thymus. Letztere heben sich von ihrer Umgebung deutlich ab, und wir sehen auch, dass sie ein Lumen besitzen. Wir finden ausserdem in beiden Fig., die zwei aufeinanderfolgende Schnitte darstellen, in der linken Seite derselben einen Zellenstrang verlaufen, welcher an einigen Präparaten, je nach der Richtung des Schnittes, ein Lumen besitzt. Wir sehen in Fig. 15 den Strang oder Schlauch ziemlich nahe an die Thymusstücke heranreichen, und man trifft Präparate, in welchen man den directen Zusammenhang beider mit Leichtigkeit constatiren kann. Dieser Zusammenhang ist zuerst von Stieda gesehen worden und in seinen Figuren abgebildet. Er vermochte dadurch zu constatiren, dass die Thymus sich aus einer schlauchförmigen Anlage herausbildet, welche bis zu dem Epithel einer Schlundspalte verfolgt werden kann, von wo es seinen Anfang nimmt.

Stieda konnte somit die Vermuthung Kölliker's, dass die embryonale Thymus ein epitheliales Gebilde sei, in vollem Maasse bestätigen. Auf Grund unserer Präparate können wir uns dieser Ansicht anschliessen. Nach oben hin lagert sich der Schlauch an einen dreieckigen Körper an, in dem Stieda die Anlage der Gl. Carotis vermuthet hat. Auf diesen Punkt werde ich weiter unten zu sprechen kommen. Die Fig. 16 ist einem tiefer liegenden Schnitte derselben Serie entnommen. Der Durchschnitt des Schlundrohres zeigt hier ein Verhalten, welches wir bis jetzt nicht beobachtet haben. Wir sehen das Schlundrohr nach der ventralen

Seite in einen feinen Fortsatz auslaufen, welcher als kolben- oder birnförmige Verdickungendet. Auf der linken Seite der Figur reicht der Kolben nicht bis an das Schlundrohr heran. Im Verhältnisse zu dem Gefässe (g) entsprechen die Kolben ihrer Lage nach den Schilddrüsentheilen, und wir erkennen in denselben die in Fig. 15 und 14 nicht aufgefundenen Theile (Ls) derselben. Wir constatiren somit, dass die lateralen Anlagen der Schilddrüse (Ls) direct mit dem Epithel des Schlundrohres zusammenhängen, wie es Stieda zuerst gesehen hat. Wir finden aber andererseits, dass der mediane Theil der Thyreoidea sich noch weiter von den lateralen entfernt hat und mit denselben in gar keinem Zusammenhange steht, wie es nach der Ansicht von Stieda sein müsste. Letzteres Verhalten tritt besonders deutlich hervor, wenn man die auf einander folgenden Schnitte der Serie betrachtet.

Wir wollen nun weiter ein nächstjüngstes Stadium untersuchen. Die Fig. 17, 18 und 19 sind einem Embryo von 15 mm N. L. entnommen. In Fig. 17 tritt uns in der rechten Hälfte wieder der dreieckige Körper — Stieda'sche Carotidendrüse — entgegen. Wir können hier die wichtige Thatsache constatiren, dass das Epithel des Schlundrohres bis an diesen Körper heranreicht. Dieses Verhalten werden wir auf dem weiteren nächstjüngsten Stadium antreffen, wo wir dann auch genauer darüber sprechen wollen. Die Thyreoidea-Anlage ist etwas zu stark entwickelt für dieses Stadium und dehnt sich ausnahmsweise etwas zu weit nach hinten aus. Dieses Präparat war eines von den ersten, die ich zu Gesicht bekam, und ich war geneigt anzunehmen, dass hier ein Befund vorliege, der viel für die Stieda'sche Hypothese spräche. Als ich aber im weiteren Verlaufe meiner Untersuchung andere Stadien studiren konnte und weder an jüngeren noch an älteren Embryonen einen Zusammenhang des Theile fand, der für die Abstammung dieses Theiles der Thyreoidea von dem dreieckigen Körper, oder von dem Epithel der Schlundrohres spräche, so musste ich die Stieda'sche Meinung als nicht richtig erachten. Wir sehen ferner an diesem Präparate noch das mehrfach erwähnte Gefäss (g) verlaufen und ventralwärts noch einen Durchschnitt des Thymus. Einem um 5 Schnitte tiefer liegenden Präparate ist Fig. 18 entnommen. Wir finden hier in der linken Hälfte der Figur den Pharynx ebenso wie auf Fig. 16 in einem Fortsatze nach der ventralen Seite auslaufen und kolbenförmig enden. Das Vorhanden-

sein eines Lumen in diesem Fortsatze ist deutlich constatirbar. In der rechten Hälfte der Fig. sehen wir die Thymus in mehreren Portionen wieder getroffen. Sehr deutlich tritt uns in diesem Präparate die charakteristische Lage des Gefässes (g) zwischen den beiden Drüsenanlagen entgegen. Wenn wir schliesslich einen noch tiefer liegenden Schnitt, dem Fig. 19 entspricht, betrachten, so finden wir zu beiden Seiten der Trachea Durchschnitte von schlauchförmigen Gebilden, die schon wegen ihrer Lage dorsalwärts von dem Gefässe als die lateralen Schilddrüsenanlagen gedeutet werden können. Diese Annahme wird vollauf bestätigt, wenn wir das Verhalten dieser Theile aufwärts bis zu dem Schnitte, von dem Fig. 18 entnommen ist, verfolgen. Wir finden nämlich, dass dieselbe mit dem Fortsatz (Ls) der Fig. 18 zusammenhängen. Es haben nämlich die lateralen Schilddrüsenanlagen einen bogenförmigen Verlauf und deshalb müssen wir dieselben je nach der Höhe der Schnittlage, ebenso wie die Thymus, verschieden zu Gesicht bekommen.

Den Einblick in eine noch frühere Entwickelungsstufe gewinnen wir durch das Studium der Embryonen von 14 mm N. L. Bei der Durchmusterung der verschiedenen Schnitte finden wir das Verhalten der Thymus, sowie der lateralen und medialen Anlagen der Thyreoidea ebenso, wie wir das im vorher betrachteten Stadium gefunden haben; nur haben die Theile nicht mehr diese Ausdehnung. Der Zusammenhang der Drüsenanlagen mit dem Epithel des Schlundes ist noch deutlicher constatirbar. Nach der Medianlinie des Körpers zu sehen wir die kolbenförmigen Endigungen der Schläuche nicht mehr so ausgeprägt. Die Fig. 20, die keine weitere Erklärung braucht, zeigt uns das Verhalten der Drüsenanlagen und des dazwischen liegenden Gefässes in derselben Gestalt, wie wir das im vorher betrachteten Stadium (Fig. 18) gesehen haben.

Wichtig ist für uns dagegen die Fig. 21, wegen des Verhaltens des dreieckigen Körpers, den wir in seinem Zusammenhange mit dem Pharynxepithel sehen. Wir finden in dieser Fig. den Pharynx in die Breite gezogen und beiderseits mit Fortsätzen bis an den dreieckigen Körper heranreichen. Der Körper ist an den Präparaten immer schwächer gefärbt und hebt sich nach aussen hin von einem ebenfalls intensiver gefärbten Strange ab. Den letzteren kann man an den darauf folgenden Präparaten als mit

dem Ectoderm in Verbindung stehend auffinden. Um das Verhalten des dreieckigen Körpers zu den an ihn heranreichenden zwei epithelialen intensiver gefärbten Fortsätzen, einerseits des Pharynx, andererseits des Ectoderms, deutlich auffassen zu können, müssen wir auf eine von His[1]) in der neuesten Zeit constatirte sehr wichtige Thatsache zurückgreifen. His hat seine Erfahrungen über das Verhalten der Schlundbogen und Schlundspalten in folgender Weise zusammengefasst. „Die inneren Furchen und Wülste sind vom Darmdrüsenblatte, die äusseren vom Hornblatt umkleidet, ein marginaler Anschluss beider Blätter an einander, wie er ja am Grund der Mundbucht und am Cloakeneingang sich entwickelt, tritt im Bereich der sogenannten Spalten als Regel nicht auf. Für die Umbildungsproducte wird es in der Folge nicht mehr genügen, zu sagen, dass sie aus dem Epithel dieser oder jener Kiemenspalte hervorgehen, vielmehr wird nachzuweisen sein, ob sie der ectodermatischen oder endodermatischen Anlage entstammen.“ Wenn wir mit Rücksicht hierauf uns noch einmal die Fig. 21 ansehen, so können wir die uns interessirende Stelle in folgender Weise deuten: Der Pharynx ist an einer Stelle getroffen, wo das Epithel desselben sich als die innere Kiemenfurche darstellt; dieser inneren strebt die äussere Kiemenfurche entgegen, sie bleiben aber beide von einander durch den dreieckigen Körper getrennt. An den meisten Präparaten ist keine scharfe Abgrenzung des dreieckigen Körpers weder von dem Epithel der äusseren oder inneren Kiemenfurche, noch von dem dazwischen liegenden mesodermalen Gewebe zu sehen. Es macht auf mich den Eindruck, als bestehe dieser Körper aus Elementen aller drei Keimblätter.

Einen weiteren Einblick in das Verhalten dieses Gebildes gewinnen wir, wenn wir eine entsprechende Stelle an einem 10 mm langen Embryo untersuchen, wie sie uns in der Fig. 24 entgegentritt. Wir sehen da ebenfalls den dreieckigen Körper, an den die äussere und innere Kiemenfurche heranreichen. Wir lernen aber eine neue sehr wichtige Thatsache kennen. Wir sehen nämlich die vordere Wand der äusseren und die vordere Wand der inneren Kiemenfurche als eine einheitliche schlauchförmige Einstülpung zusammengetroffen. Dieser Schlauch (Th) ist die erste Anlage der

1) Mittheilungen zur Embryologie der Säugethiere und des Menschen. His und Braune's Archiv. 1881. p. 321.

Thymus, wovon wir uns durch Untersuchung der darauf folgenden Schnitte auf das unzweideutigste überzeugen können. Wir sehen hieraus, dass die embryonale Thymus sich aus den ventralen Wänden, sowohl der äusseren wie der inneren Kiemenfurche entwickelt.

Was den Ursprung der lateralen Thyreoidea-Anlagen betrifft, so gewinnen wir durch die Figuren 16 und 18 sehr leicht die Ueberzeugung, dass dieselbe nur von dem Epithel der inneren Kiemenfurche ihren Ursprung nehmen. Durch genaue Untersuchung mehrerer Serien konnte ich mich überzeugen, dass diejenige von den oben angegebenen Stieda'schen Vermuthungen richtig ist, welche von Born mit Sicherheit nachgewiesen wurde und besagt, dass die lateralen Thyreoidea-Anlagen an der vierten, die Thymus dagegen an der dritten Schlundspalte ihren Ursprung nehmen. Ich habe auch zur Feststellung dieser Thatsache Reconstructionsversuche nach der Methode von Born gemacht.

Nachdem wir somit die Ursprungsquellen der Gl. Thymus, der lateralen Schilddrüsenanlagen und des dreieckigen Körpers erforscht haben, wollen wir zum Schlusse noch den mittleren Theil der Schilddrüse (Ms) weiter zu verfolgen suchen. Zu diesem Ende sehen wir uns Präparate eines 10 mm N. L. langen Embryo, wie sie uns in den Fig. 22 und 23 entgegentreten, auf diesen Punkt hin an.

Wir finden hier den mittleren Theil der Thyreoidea noch ziemlich stark entwickelt. Das Gebilde ist hier aber noch von keinen Blutbestandtheilen durchzogen. Es besteht aus Zellen, die sich schon zu Haufen und kleineren Zellensträngen gruppiren und welche sich scharf von der mesodermalen Umgebung abheben. Einzelne Partien heben sich aber von der Umgebung nicht scharf ab; man findet vielmehr die Zellen in dieselbe sich verlieren. Ein solches Verhalten findet man bei den einzelnen Schnitten an verschiedenen Stellen.

Das jüngste Stadium, welches ich von Schweineembryonen noch zu untersuchen in der Lage war, hatte 8 mm N. L.

Die Präparate, welche die mittlere Anlage der Schilddrüse enthalten, sind in den Fig. 25 und 26 dargestellt. Fig. 25 zeigt ein ähnliches Verhalten der Thyreoidea wie Fig. 22. In Fig. 26 heben sich die Zellenhaufen nach den Seiten hin und theilweise

auch dorsalwärts, deutlich von dem umgebenden Gewebe ab. Ventralwärts konnte ich keine deutliche Grenze constatiren.

Ich konnte an mehreren Embryonen dieses Stadiums keinen Zusammenhang dieser Thyreoidea-Anlage mit dem Epithel des Pharynx beobachten. Born hat an Embryonen von 7 mm N. L. — den jüngsten die er untersucht hat — einen solchen Zusammenhang constatiren können und in seiner Fig. 10 abgebildet. Er beschrieb den Befund in folgender Weise: „Die Anlage hat durchaus dasselbe Aussehen, wie die jeder andern Drüse. Aus einer kleinen Vertiefung (in dem Epithel des Pharynx) zieht ein Epithelstrang ventralwärts, der sich zu einer von hinten her löffelartig ausgehöhlten Epithelmasse verbreitert. — Die ausgehöhlte Mitte derselben ist sehr dünn, so dass es oft den Anschein hat, als theile sich der Epithelstrang in zwei bogenförmig divergirende Aeste.“ — Wenn ich mit dieser Angabe und beigelegten Fig. meine Fig. 26 vergleiche, so finde ich, dass dieselbe nur in einem einzigen Punkte differirt. Ich war nur nicht in der Lage, den aus einer Vertiefung ausgehenden Epithelstrang zu beobachten, das übrige stimmt vollständig überein. Es ist mein Misserfolg in diesem Punkte leicht verständlich, denn das jüngste von mir beobachtete Stadium ist um 1 mm länger, somit also auch älter als das von Born untersuchte. In der letzten Zeit war ich in der Lage, einige, etwa 12 Tage alte Kaninchenembryonen untersuchen zu können und konnte ich einen direkten Zusammenhang der Schilddrüsenanlage mit dem Epithel des Pharynx, wie es Kölliker beschrieben und abgebildet hat, ganz deutlich constatiren. Ich glaube hiermit einigermassen wenigstens die kleine Lücke, die in meinen Untersuchungen von Schweineembryonen geblieben ist, ausgefüllt zu haben.

Die Entwicklungsgeschichte der Thyreoidea beim Hühnchen ist, wie wir oben gesehen haben, bereits so ausführlich bearbeitet worden, dass ich mich darauf beschränken kann, nur einige der wichtigsten Punkte hier kurz zu berühren.

a) Nach den im Vorhergehenden ausführlich auseinandergesetzten, neuesten Erfahrungen auf diesem Gebiete entsteht die

Frage: giebt es auch beim Hühnchen drei Anlagen der Gl. Thyreoidea? Auf Grund meiner Untersuchungen kann ich mich dahin äussern, dass es hier keine lateralen Anlagen der Schilddrüse giebt. Es ist nur eine mediane Anlage derselben vorhanden. Ich habe keine Fortsätze, weder der inneren, noch der äusseren hier in Betracht kommenden Kiemenfurchen nach der ventralen Seite verlaufen sehen.

b) Die Angabe Seessel's, dass er in der Mitte der Ausbuchtung resp. im Bläschen eine feinkörnige, durch Carmin dunkel gefärbte Masse beobachtet hat, die nach den Wänden feine Fäden aussendet, kann ich bestätigen. Ich glaube aber nicht, dass derselben irgend welche wichtige Bedeutung beizulegen ist, denn auf den weiteren Stadien habe ich nichts gefunden, was als Umwandlungsprodukt derselben zu deuten wäre.

c) Am 5. Tage der Bebrütung findet eine Zweitheilung der Drüsenanlage statt. Es ist von W. Müller die Angabe gemacht worden, dass die Drüsenanlage sich als bereits solider Körper theile. Dagegen glaubt Götte, dass die Anlage während des Theilungsprocesses noch ein Bläschen darstellt. Seessel hat die Zweitheilung selbst nicht beobachtet, glaubt aber, sich der Ansicht von W. Müller anschliessen zu müssen. Ich habe die Drüsenanlage noch vor der Theilung bereits solid angetroffen und habe den Theilungsprocess an einem bereits solid gewordenen Körper ablaufen sehen.

Wenn ich die Ergebnisse meiner Untersuchungen überblicke, so finde ich folgendes:

Die Anlage der Gl. Thyreoidea beim Hühnchen und beim Schweine haben mit einander nur so viel gemein, dass bei beiden dieselbe sich aus dem Epithel des Pharynx entwickelt.

Die Art der Entstehung und der weiteren Ausbildung ist bei beiden verschieden. Beim Hühnchen nimmt die Schilddrüse nur in der Medianlinie des Körpers von dem Pharynxepithel ihren Ursprung. Sie stellt anfangs ein hohles Bläschen dar, bildet sich dann zu einem soliden Körper aus und als solcher erleidet dieselbe dann eine Theilung in zwei von einander sich immer

mehr entfernende Körper. Die beiden Theile kommen dann nahe den Ursprungsstellen der Carotiden zu liegen.

Beim Schweine dagegen nimmt die Gl. Thyreoidea, wie ich in Bestätigung der Stieda'schen und Born'schen Untersuchungen finde, aus drei verschiedenen Stellen ihren Ursprung: aus einer in der Medianlinie des Körpers, in der Höhe des zweiten Kiemenbogens gelegenen und aus zwei symmetrischen lateralen in der Gegend der dritten Kiemenspalte gelegenen Stellen, die als innere Kiemenfurchen bezeichnet werden. Auf einer bestimmten Stufe der Entwicklung treffen die beiden lateralen Anlagen mit den lateralen Enden der mittleren Anlage zusammen und verwachsen zu einem einheitlichen ovalen vor der Trachea liegenden Körper. Eine Theilung der Anlage findet nicht statt.

Die Gl. Thymus entwickelt sich beim Schweine aus dem Epithel der dritten, sowohl äusseren wie inneren Kiemenfurche. Sie stellen zunächst schlauchförmige ventralwärts verlaufende Fortsätze dar.

Beim Hühnchen habe ich eine solche Anlage der Gl. Thymus nicht finden können.

So interessant die vorliegenden Thatsachen nach vielen Richtungen hin sind, so glaube ich doch, dass wir noch nicht in der Lage sind, gegenwärtig die hier sich aufdrängenden Fragen über die phylogenetische Bedeutung der Schilddrüse zu einem Abschluss zu bringen.

In der festen Ueberzeugung, dass bei allen Wirbelthieren die Gl. Thyreoidea in der gleichen Weise als Divertikel der ventralen Schlundwand entstehe, hat W. Müller[1]) die Ansicht ausgesprochen, dass die Schilddrüse aus der Hypobranchialrinne der Tunicatea hervorgegangen sei. Wiedersheim[2]) hat sich dieser Ansicht angeschlossen und glaubt, dass die Schilddrüse im Laufe der

1) W. Müller, Ueber die Hypobranchialrinne der Tunicaten und deren Vorhandensein bei Amphioxus und Cyclostomen. Jenaische Zeitschrift Bd. VII. 3. Heft 1873.

2) Wiedersheim, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere Bd. II. 1883. p. 526.

Stammesgeschichte nur einen Functionswechsel einging. Auch andere Autoren haben diese Ansicht für richtig erachtet.

Demgegenüber spricht sich Huschke[1]) in seinen sehr lehrreichen Betrachtungen dahin aus, dass sowohl die Gl. Thyreoidea als die Thymus als Reste des Kiemenapparates zu betrachten seien. Dieser Annahme hat sich in der neueren Zeit A. Dohrn[2]) angeschlossen. So heisst es bei ihm p. 47: „Offenbar haben wir es bei der Glandula Thyreoidea mit dem letzten Rest der zwischen Hyoidbogen und Hyomandibularbogen zu Grunde gegangenen Kiemenspalte zu thun."

Durch die Ergebnisse der Arbeiten von Stieda und Born, durch meine eigenen Untersuchungen und das Studium der eben angegebenen Abhandlungen habe ich die Ueberzeugung gewonnen, dass die Huschke-Dohrn'sche Ansicht zur Zeit viel besser gestützt erscheint, als die von W. Müller aufgestelte. Zur vollständigen Erledigung dieser Frage müssen indessen weit mehr Thatsachen vorliegen als es jetzt der Fall ist; zur Zeit sind weitgehende Verallgemeinerungen nur mit äusserster Reserve aufzunehmen.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XIX.

Die beigefügten Abbildungen beziehen sich sämmtlich auf Schweineembryonen und sind bei 10facher Vergrösserung mit dem His'schen Embryographen gezeichnet.

Figg. 1—4. Schnitte durch einen Embryo von 24 mm S.S. cn — Centralnervensystem; w — Wirbelkörper; oe — Oesophagus; tr — Trachea; kn — Knorpelanlage der Trachealringe; S — Schilddrüse; m — Muskelanlage; E — obere Extremität.

Fig. 5. Schnitt durch einen Embryo von 20 mm S.S. SB — Schädelbasis; MB — Mundbucht; Uk — Unterkiefer mit Zunge; ukw — Unterkieferherzwinkel; K — Kehlkopfanlage; Ao — Aorta; Lb — Leber; H — Herz. Alles übrige wie in den vorhergehenden Figuren.

---

1) Isis, 1826. p. 618—623, 1817. p. 403.

2) A. Dohrn, Studien zur Vorgeschichte des Wirbelthierkörpers VII. Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel Bd. VI 1 Heft,

Figg. 6—9. Schnitte durch einen Embryo von 18 mm N. L. Ms — Mediane Schilddrüsenanlage; Ls — laterale Schilddrüsenanlage. Alles übrige wie vorhin.

Figg. 10—16. Schnitte durch mehrere Embryonen von 16 mm N. L. g — Blutgefäss; C — Carotidendrüse; Th — Thymusanlage; Ph = Pharynx; Lr — Larynx. Alles übrige wie oben.

Figg. 17—19. Schnitte durch einen Embryo von 15 mm N. L. Bezeichnungen wie oben.

Figg. 20—21. Schnitte durch einen Embryo von 14 mm N. L. ak — äussere Kiemenfurche; ik — innere Kiemenfurche. Alles übrige wie oben.

Figg. 22—24. Schnitte durch einen Embryo von 10 mm N. L. Bezeichnungen wie oben.

Figg. 25—26. Schnitte durch einen Embryo von 8 mm N. L. Bezeichnungen wie oben.

Die Stützsubstanz des Centralnervensystems.

Von

Dr. **Hans Gierke.**

I. Theil.

Hierzu Tafel XX und XXI.

In den folgenden Darstellungen beginne ich die Publication der Resultate langjähriger Untersuchungen über das centrale Nervensystem. Es war eigentlich meine Absicht, dieselben in einem eignen Werk zusammenzufassen, dessen erster Band neben der Beschreibung der Elemente der Centralorgane auch die Histologie des Rückenmarks und des verlängerten Markes enthalten sollte. Doch gelang es mir bei der grossen Zahl schwieriger und doch, wie ich hoffe, lösbarer Fragen noch nicht, die Untersuchung dieser Partieen zu einem mich befriedigenden Abschluss zu bringen. Ich habe mich daher entschlossen, vorläufig die Elemente, welche das centrale Nervensystem aufbauen, also die nervösen Fasern und Zellen und die Gebilde der Stützsubstanz, allein abzuhandeln. Ich gebe nun zunächst in dem folgenden ersten Aufsatz das, was ich durch mehrjährige Arbeit hinsichtlich der Neuroglia habe feststellen können, allerdings in grosser Beschränkung. Einmal ziehe ich die Verhältnisse bei den niederen Wirbelthieren und bei den höheren Wirbellosen gar nicht oder möglichst wenig in diese Darstellung hinein, obgleich ich grade auf ihre Erforschung in den letzten beiden Jahren viel Zeit und Mühe verwandt habe[1]. Zweitens werde ich mich, um diese Arbeit nicht gar zu lang werden zu lassen, hinsichtlich der Litteratur und der bisher geltenden An-

1) Ich benutzte besonders einen Aufenthalt von 4 Monaten in Neapel im Beginn des vorigen Jahres dazu, die Neuroglia der Fische zumal der Selachier, der Mollusken und Crustaceen näher zu untersuchen. Die reiche Unterstützung, welche die zoologische Station des Herrn Professor Dohrn mir gewährte, ermöglichte günstige Resultate.

sichten über das zu besprechende Gewebe auf die nothwendigsten Angaben beschränken. Meiner Ansicht nach wird das Verständniss der wirklichen Verhältnisse durch die Aufzählung aller Missverständnisse nicht sonderlich gefördert. Und auf eine Geschichte der Kenntnisse oder der Erkenntniss der Neuroglia kann ich hier des mangelnden Raumes wegen nicht eingehen.

Diese Arbeit ist zum Theil schon vor Jahren niedergeschrieben gewesen. Bereits im Mai des Jahres 1882 habe ich einen Theil der hier zu veröffentlichenden Thatsachen in einem vor Fachgenossen gehaltenen Vortrag besprochen und dann drucken lassen[1]). Weitere Resultate publicirte ich 1883 in Form einer vorläufigen Mittheilung in dem Mendel'schen Neurologischen Centralblatt[2]). Diese letzte Veröffentlichung war ein kurzer Auszug dieses damals schon im grössten Theil niedergeschriebenen Aufsatzes. Da ich aber alle hier abgehandelten Fragen in dem letzten Jahr, besonders in diesem Winter, noch einmal auf das Genaueste und mit zum Theil neuen Methoden durchgearbeitet habe, so ergaben sich manche Aenderungen in sofern, als ich etliche Behauptungen, die ich bisher mit grosser Vorsicht aufgestellt hatte, nun mit sicherer Ueberzeugung aussprechen konnte und verschiedene neue Beobachtungen hinzuzufügen Gelegenheit hatte. An einzelnen Stellen, so im Capitel von der medulla oblongata und von dem Grosshirn hatte ich das Gesagte derartig zu erweitern, dass vollkommen neue Darstellungen entstanden. Obgleich ich nun aber der Untersuchung der Stützsubstanz sehr grosse Sorgfalt und jahrelange Mühe gewidmet habe, konnte ich doch die Verhältnisse in einigen Punkten nicht ganz klar erkennen. Es sind nur sehr wenige, auf deren vollkommene Erkenntniss ich bei den jetzt mir zu Gebote stehenden Hülfsmitteln verzichten musste. Im Uebrigen aber glaube ich die Kenntnisse der Neuroglia durch die im Folgenden dargestellten Resultate meiner Untersuchungen derartig zu fördern, dass dies Gewebe, welches bisher so ungemein verschieden aufgefasst wurde und das im Grunde genommen noch recht unbe-

---

1) Beiträge zur Kenntniss der Elemente des centralen Nervensystems. In dem Breslauer Physiologischen Verein gehaltener Vortrag. Breslauer Aerztliche Zeitschrift 1882. Nr. 14 ff.

2) Die Stützsubstanz des centralen Nervensystems. Neurologisches Centralblatt 1883. Nr. 16 u. 17.

kannt war, von nun an zu den am besten bekannten Geweben des Körpers gehören wird. Es ist ja schon sehr viel über dasselbe gearbeitet worden und eine grosse Anzahl tüchtiger Forscher haben sich mit seiner Untersuchung beschäftigt. Liest man aber nur in einigen wenigen Handbüchern der allgemeinen Histologie oder der Nervenlehre die unsere Gewebe betreffenden Abschnitte durch, so wird man einmal über die ungemein verschiedene Auffassung desselben, dann aber auch über die Dürftigkeit der Darstellung auf das Höchste erstaunt sein. Der Eine hält diese Stützsubstanz für eine Unterart des reticulären Bindegewebes, der Andere für ein epitheliales Gewebe; dieser lässt sie nur aus Zellen, jener nur aus Fasern zusammengesetzt sein u. s. w. Im Allgemeinen wird sie viel zu wenig beachtet, was bei der grossen ihr zukommenden histologischen und pathologischen Bedeutung sehr zu verwundern ist. Freilich wird ihr eine viel geringere quantitative Entwicklung zugeschrieben als sie in Wirklichkeit besitzt. Eine grosse Masse von Substanz-Partieen des centralen Nervensystems, welche bisher ganz allgemein für nervös angesehen wurden, gehören ganz allein der Stützsubstanz an. Bei der eigenthümlichen Beschaffenheit des Gewebes ist es möglich geworden, dass an vielen Stellen die ziemlich grossen Zellkörper desselben sich der Entdeckung der tüchtigsten Forscher entziehen konnten; dass diese nur die Ausläufer der Zellen, lange Fasergebilde, erkannten, sie aber für Nervenfasern hielten. Das äusserst intensive Studium, das ich diesem Gewebe Jahre hindurch angedeihen liess, dann auch der Fortschritt in den optischen Hülfsmitteln (Oelimmersionen) gewährten mir die Möglichkeit, in der Erforschung dieses Gewebes so viel weiter zu kommen als meine Vorgänger.

Ich habe meine Untersuchungen an den Centralorganen des Menschen und der verschiedensten Thiere angestellt. Doch spreche ich im Folgenden hauptsächlich von den sehr ähnlichen Verhältnissen bei den ersteren und bei den Säugethieren und behalte mir vor, in nächster Zeit eine vergleichende Darstellung der nervösen Stützsubstanz bei den niederen Wirbelthier-Klassen und den Wirbellosen zu veröffentlichen[1]). In gewissen Punkten unterscheidet sich

1) Doch ist das Studium der Neuroglia bei Kaltblütern für das Verständniss der Verhältnisse bei den höheren Thieren äusserst erspriesslich, vielleicht nothwendig. Schildkröten- und unter den Fischen Selachier-Gehirne sind nach meiner

das Verhalten der Neuroglia beim Menschen und den Säugethieren; es ist also nothwendig, die Centralorgane des ersteren ebenfalls genau zu durchforschen. Manche Verhältnisse lassen sich aber in ihnen viel schwieriger klarstellen als bei einigen leicht zu erlangenden Säugethieren. Es ist nämlich für die Herstellung sehr guter mikroskopischer Präparate der Neuroglia durchaus nothwendig, dass man vollkommen frisches Material, womöglich warme Gehirne zur Verfügung hat[1]). Die menschlichen Gehirne, wie man sie aus dem Obductionssaal bekommt, bieten für das Studium mancher feinerer Verhältnisse gar zu ungünstige Objecte dar. Besonders gelingt das Isoliren der Neuroglia-Zellen bei so beschaffenen Gehirnen sehr schwer. Auch von diesem Umstand abgesehen eignen sich die nervösen Centralorgane der Pflanzenfresser, besonders der Wiederkäuer, für unsere Untersuchungen mehr als diejenigen des Menschen und der Raubthiere, weil bei jenen die Anordnung der Stützsubstanz eine viel klarere und übersichtlichere ist als bei diesen.

In der Technik der Untersuchung wich ich nicht wesentlich von andern Forschern ab. Ich suchte die Elemente der Stützsubstanz zu isoliren und in Schnitten, welche nach allen Richtungen

---

Erfahrung die günstigsten weil deutlichsten und klarsten Objecte. Besonders schön fand ich die Verhältnisse bei sehr grossen Exemplaren von Chelonia Midas. Während meines Aufenthaltes in Tokio gelang es mir, theils aus den japanischen Gewässern, theils aus grösserer Ferne, besonders von den Bonin-Inseln ungeheure Riesen dieser Art lebend zu bekommen. Das eine dieser Thiere wog $9^1/_2$ Centner und musste von 6 Mann getragen werden; die Länge vom Kopf bis zum Schwanzende mass 7 Fuss.

1) Nur einmal hatte ich Gelegenheit ein absolut frisches und ganz warmes Gehirn in die Präparationsflüssigkeiten zu legen. Damals konnte ich dann auch mehrere beim Menschen mir noch unklare Punkte aufhellen. Das Gehirn stammte von einem Hingerichteten. Ich erhielt zwar in der ersten Zeit meiner Lehrthätigkeit an der medicinischen Akademie in Tokio, der Hauptstadt Japans, für die Präparirübungen eine sehr grosse Zahl von geköpften Leichen geliefert; im ersten Jahr 52 Stück. Doch wurden sie den bestehenden streng eingehaltenen Verordnungen gemäss erst 24 Stunden nach der Execution auf die Anatomie geliefert. Nur einmal gelang es mir nach vielen Petitionen und grosser Mühe Zutritt zur Richtstätte und die Erlaubniss zur sofortigen Herausnahme und Ausnutzung des Gehirns zu erlangen. Später trat dann eine solche Milderung des Strafcodex ein, dass im letzten Jahr unter den 115 zur Anatomie gelieferten Leichen nur noch 5 Hingerichtete waren.

hin geführt wurden, zu studiren. Beim Isoliren wandte ich alle bisher empfohlenen Macerationsflüssigkeiten an; besonders gern die auf das Höchste verdünnten Lösungen von Chromsäure und deren Salzen. Die Osmiumsäure, welche für die Isolirung der nervösen Elemente von grossem Nutzen sein kann, bietet für die Präparation der Gliazellen keine Vortheile dar. Ebensowenig Lösungen von Chloralhydrat, die ja auch für die Maceration des Centralnervensystems empfohlen wurden und die in der That für die Darstellung der nervösen Zellen manche Vortheile darbieten[1]). Flüssigkeiten, welche die Structur der Elemente möglichst unverändert einige Zeit bewahren, wie Amnios- oder Augenkammerflüssigkeit und Jodserum wurden herangezogen, doch nur für die Untersuchung der Grundsubstanz mit Nutzen verwandt, da die Stützzellen sich in ihrer feinern Structur beim Absterben nicht verändern. Ranvier's „Alcohol à tiers"[2]) ist ein sehr brauchbares Macerationsmittel, das auch für unsere Zwecke gute Dienste leistet, meiner Meinung nach aber hinter den Lösungen der Chromsalze oder der Chromsäure selbst zurücksteht. In dem vergangenen Jahr habe ich noch eine Lösung kennen gelernt, welche ich seitdem viel für die Isolirung der Elemente des Centralnervensystems gebraucht habe und für diesen Zweck allen andern Macerationsflüssigkeiten ganz entschieden vorziehe. Aber auch für die Isolirung anderer Gewebselemente kann ich nach etlichen vergleichenden Experimenten dieselbe dringend empfehlen. Die zelligen Elemente erhalten sich mit ihren Fortsätzen ausserordentlich gut in ihr, und die Zwischen- oder Grundsubstanzen werden durch ihre Einwirkung leicht gelöst oder wenigstens in einen Zustand übergeführt, dass die ersteren sich gut isoliren lassen. Ich lernte die Methode in der zoologischen Station in Neapel durch Herrn Dr. Paul Mayer kennen. Sie ist aber von Herrn Professor Landois in Greifswald erfunden worden. Mit der gütigen Erlaubniss des Letzteren theile ich die Zusammensetzung dieser Macerationsflüssigkeit hier mit. Von den concentrirten Lösungen folgender Substanzen

1) Das Chloralhydrat wurde als Macerationsmittel von Victor Butzke in seiner Arbeit: „Studien über den feineren Bau der Grosshirnrinde." Archiv für Psychiatrie und Nervenkrankheiten Bd. III. p. 575 ff. empfohlen.

2) Ranvier, Traité technique d'histologie. Paris 1875. p. 77 und in den Archives de Physiologie normale et pathologique.

1) Neutrales chromsaures Ammoniak, 2) Kali phosphoricum, 3) Natron sulphuricum wird je 1 Theil zu 20 Theilen Aqua destillata gesetzt. Also

Neutrales chromsaures Ammon Kali phosphoricum Natron sulphuricum	} āā 5,0 gr
Aqua destillata	100,0 „

Diese Flüssigkeit wird ebenso wie die sehr verdünnte Chromsäure angewandt. Die zu zerzupfenden Stückchen kommen für 1 bis 3, selbst 4 und 5 Tage in eine genügend grosse Quantität derselben, dann noch für 24 Stunden in Carmin-Ammoniak-Lösung, die zur Hälfte mit obiger Flüssigkeit versetzt ist.

Je älter das Thier, desto widerstandsfähiger sind sowohl die Nerven- wie die Glia-Elemente. Natürlich giebt es da Grenzen, indem bei ganz alten Geschöpfen die Sache sich wieder anders verhält. Sehr wichtig ist es, möglichst frisches Material zur Verfügung zu haben; womöglich muss der Kopf noch warm sein, aus dem man das zu präparirende Gehirn herausnimmt. Je mehr Zeit nach dem Tode des Thieres oder des Menschen verflossen ist, desto schwerer ist es, die Elemente in ihrer vollkommenen Gestalt zu isoliren und um so weniger gelingt es, sie zu färben. Grade dieser letzte Umstand ist sehr auffallend; es zeigt sich, dass älterem Material entnommene Präparate, sowohl isolirte Elemente als auch Schnitte, viel schwieriger mit allen in die mikroskopische Technik eingeführten Farben deutlich zu machen sind, als solche, welche von frisch getödteten Thieren herstammen. Genaue Angaben über Concentration der Macerationsflüssigkeiten und über die Dauer der Einwirkung kann ich also nicht machen, da ich je nach den Verhältnissen ausserordentlich wechselte, auch wohl dieselben Stücke erst mit schwächerer, dann mit stärkerer Lösung behandelte oder sie einen Tag in doppeltchromsaures Ammoniak, dann in Chromsäure legte. Am liebsten verwandte ich eine Lösung des eben genannten Salzes in einer Stärke von 1 auf 3000 Wasser, verfertigte vom möglichst frischen Gehirn und Mark ganz dünne Schnitte mit dem Rasirmesser und brachte nicht allzu grosse Quantitäten derselben in die Lösung. Viel Flüssigkeit, wenig Material ist Hauptregel hier sowohl wie auch beim Erhärten. Ist das Organ recht frisch, so ist es schön hart, und man kann leicht dünne Schnitte anfertigen; hat es aber seit dem Tode des Ge-

schöpfes längere Zeit gelegen, so ist es sicher weich und matsch; es gelingt dann nur schwer, grössere dünne Schnitte zu machen. Nach 24 Stunden wird die Flüssigkeit gewechselt; erscheinen die Stücke etwas weich, so verstärke ich wohl die Lösung oder ich gebe eine minimale Quantität Chromsäure (1 auf 10000, oder 15,000) hinzu. Nach 48 oder 60 Stunden schneide ich aus den Stücken das, was ich zerzupfen will, also z. B. ein Vorderhorn des Rückenmarkes heraus und bringe es für abermals 24 Stunden in eine färbende Flüssigkeit. Trotz ausserordentlich zahlreicher Versuche und trotz aller möglichen Variationen der Methoden fand ich kein Färbemittel, das für unsern Zweck dem Carmin gleichkam, geschweige denn es übertraf. Einige Anilinfarben bringen zwar schöne Färbungen hervor, erweisen sich aber sonst so wenig indifferent, dass sie den Macerationsprocess unterbrechen, so z. B. erhärten etliche die Stückchen derart, dass ein Zerzupfen unmöglich wird. So wären sie nur in dem Fall anzuwenden, dass man erst die Präparate zerzupft und dann in der feuchten Kammer färbt. Es ist aber kaum möglich, auf diese Weise gelungene Präparate zu erhalten. Einmal entbehrt man des grossen Vortheils, unter der Lupe die gefärbten Zellen beim Zerzupfen sehen und einzeln herausholen zu können; man tappt vielmehr im Dunkeln und muss auf's Gerathewohl loszupfen; dann werden bei dem nachträglichen Färben sehr viele der kleinen isolirten Elemente fortgeschwemmt, man weiss nicht was verschwunden und was geblieben ist; endlich werden solche Präparate stets sehr unrein. Für das Durchfärben ganzer macerirter Stückchen fand ich nur das gewöhnliche in Wasser lösliche Anilinblau und eine Bordeaux-Anilinfarbe tauglich. So blieb ich beim Carmin und wandte einmal die gewöhnliche Ammoniakverbindung an, in der freilich jegliches freie Ammoniak fehlen muss, und dann sehr gern carminsaures Natron[1]). Sehr erfolgreich erwies es sich, das Carmin in obiger Lösung von doppeltchromsaurem Ammoniak, anstatt in

1) Herr Apotheker Maschke in Breslau stellt dies in vorzüglicher Weise als trockenes Pulver dar, das man ganz nach Bedarf und Belieben in Wasser lösen, und von dem man sich nach Wunsch jede Concentration anfertigen kann. Ist schon diese Bequemlichkeit sehr angenehm, so ist andererseits auch der Erfolg der Anwendung ein besserer als bei dem gewöhnlichen Ammoniak-Carmin, zumal was die Kernfärbung angeht.

Wasser aufzulösen, da bei dieser Methode der Macerationsprocess durch die Färbung nicht unterbrochen wird. Jeglicher Versuch, irgend einen Farbstoff zu finden, welcher bei diesen Isolirungspräparaten oder bei der Behandlung der Schnitte vom erhärteten Material das nervöse Gewebe von der Neuroglia im Wesentlichen zu unterscheiden vermag, misslang. Von dem so zubereiteten Material zerzupfte ich dann sehr kleine Stückchen unter dem Präparirmikroskope von Zeiss. Man kann unter demselben sehr deutlich die Nervenzellen und die grösseren Elemente der Neuroglia erkennen und dieselben nun systematisch aus dem übrigen Gewebe herausziehen und sie von den anheftenden Partikelchen befreien. Diese Art des Isolirens, so schwierig sie auch zunächst für den Ungeübten ist, muss für das centrale Nervensystem als die einzig richtige bezeichnet werden. Auf diese Weise erkennt man schon während des Isolirens, was vorhanden ist und wie es ungefähr aussieht. So z. B. hinsichtlich des Axencylinderfortsatzes der Nervenzellen merkt man unter dem Präparirmikroskop sofort, ob man ihn abreisst oder ob er gar nicht vorhanden war; so auch ist es ausserordentlich wichtig in Betreff der Erkenntniss der letzten Enden der Ausläufer und ihrer Verbindungen unter einander, unter einer sehr starken Lupe zu zerzupfen, da man bei einiger Uebung den Zusammenhang der Elemente unter einander schon deutlich erkennen kann. Die so in Wasser zerzupften Präparate, aus denen das nicht Hineingehörige, z. B. grössere, nicht zerkleinerte Klümpchen, entfernt war, liess ich offen an der Luft liegen, bis das Wasser vollkommen verdunstet war. Dann kam Canadabalsam und Deckglas herauf. Diese Trockenmethode liefert ganz entschieden die besten Glia-Präparate und ist auch für die Nervenzellen ganz unbedingt dann am meisten zu empfehlen, wenn man die Formen derselben und die Ausläufer studiren will. Diese treten — und das betrifft ebenso die Glia- wie die Nerven-Zellen — bis zur alleräussersten Feinheit so klar und deutlich hervor, wie bei keiner andern Methode. Es gelingt daher auch, in den so hergestellten Präparaten die Fortsätze viel weiter zu verfolgen als es bei andern der Fall ist. Natürlich muss man zum Vergleich, und um Irrthümer zu vermeiden, die isolirten Elemente auch in Wasser und in Glycerin studiren.

Die Zupfpräparate allein geben uns zwar ein getreues Bild von dem Aussehen der einzelnen Glia-Elemente, aber für das

Studium der topographischen Anordnung derselben und ihrem Verhältniss zu den nervösen Zellen und Fasern hat man nach den verschiedensten Richtungen hin angelegte Schnitte durch das erhärtete Mark nöthig. Hinsichtlich derselben ist nun vor Allem zweierlei zu beachten, um Irrthümer zu vermeiden. Einmal darf man die feineren Untersuchungen nur an den allerdünnsten Schnitten vornehmen. So trivial und selbstverständlich dieser Satz klingt, so glaube ich doch Ursache zu haben, ihn hier ausdrücklich auszusprechen, da gewisse, allen Forschern gemeinsame Irrthümer hinsichtlich der quantitativen Verhältnisse der Neuroglia nur dadurch zu erklären sind, dass alle an zu dicken Schnitten studirt haben. Die brauchbaren müssen eben ganz ungemein fein sein, so fein, dass man sie auch bei grosser Uebung nicht in grösserer Ausdehnung z. B. durch das ganze Rückenmark anfertigen kann; es gelingt dies selbst nicht mit Hülfe der so vorzüglichen neuen Mikrotome. Daher muss man sich mit kleineren Partieen begnügen, die man aus einer grösseren Anzahl möglichst dünner Schnitte gewiss in der gewünschten äussersten Feinheit herausfindet. Besonders eignen sich die etwas ausgefranzten Randstellen eines unvollkommenen Schnittes zur näheren Betrachtung, da dieselben hier oft die allergeringste Dünne besitzen, die überhaupt zu erreichen ist. Zum Vergleich und zur Uebersicht der Verhältnisse sind auch etwas dickere Schnitte nothwendig. Dieselben lassen aber das Zwischengewebe zwischen den Nervenfasern viel stärker erscheinen, als es in Wirklichkeit ist. In Wahrheit nämlich befinden sich meist nur einzelne dünne Gliafasern zwischen den Nervenfasern. Auf einem etwas stärkeren Querschnitt aber liegen gleich eine Anzahl solcher feinen Fädchen zwischen den Nervenfaserquerschnitten über einander und zwar ohne sich genau zu decken. Sieht man nun von oben auf den Schnitt hinab, so scheinen sie neben einander zu liegen. Ganz besonders ist dies der Fall, wenn der Schnitt nicht genau senkrecht zur Längsaxe der Nervenfasern geführt ist. Bei der ausserordentlichen Feinheit der Gliafasern ist es nicht so leicht, durch scharfe Einstellung des Mikroskops diesen Irrthum auszuschliessen. Das Wichtigste bei der Präparalion der Schnitte ist ganz ohne Frage die Erzielung einer sehr guten Färbung der Zellkörper der Stützsubstanz. Ungefärbt sind nämlich diese äusserst durchsichtigen, häufig kernlosen Gebilde vielfach vollkommen unsichtbar und entgehen dem suchenden Auge

des Forschers durchaus. Auch die fasrigen Elemente der Neuroglia können erst in gefärbten Präparaten als einzelne differenzirte Gebilde erkannt werden. Nur durch diesen Umstand kann man sich erklären, wie so tüchtige Untersucher grosse Partieen der Stützsubstanz übersehen konnten. Die Elemente der Stützsubstanz färben sich durchweg schwieriger als die nervösen, und zwar mit allen Tinctionsmitteln die ich versucht habe, und es ist dies eine stattliche Reihe. Auch hier erhielt ich immer noch die besten Resultate mit Carmin und zwar bei Anwendung einer combinirten Methode der Tinction mit Ammoniak-Carmin und Alaun-Carmin. Neuerdings dann aber habe ich ebenso gute, in mancher Beziehung noch viel bessere Resultate mit der neuen Heidenhain'schen [1]) Methode der Hämatoxylin-Färbung erzielt. Für manche Zwecke, so z. B. für die Darstellung der Glia-Scheiden der markhaltigen Nervenfasern im Rückenmark ist diese Tinction ausserordentlich zu empfehlen, wie sie überhaupt nach meiner Ansicht trotz des schlichten Aussehens der durch sie gewonnenen Präparate eine der allerbesten Färbemethoden ist, mit denen uns die letzten Jahre beschenkt haben.

Vorbereitet zum Schneiden wurden die Centralorgane durch Erhärten in einer Lösung von $1\frac{1}{2}\%$—$2\frac{1}{2}\%$ von doppeltchromsaurem Ammoniak, das ich dem Kali-Salz vorziehe. Chromsäure wende ich neuerdings nach jahrelangem Umherprobiren fast gar nicht mehr an. Höchstens füge ich, nachdem die Gehirne einige Wochen in obiger Lösung gelegen haben, derselben $\frac{1}{4}$—$\frac{1}{3}\%$ Chromsäure bei. Doch lasse ich sie dann höchstens noch zwei Wochen in jener Flüssigkeit. Das Material wird in Chromsäure-Lösungen gar zu leicht spröde und brüchig und färbt sich auch viel schwieriger als dasjenige, welches nur in einer Lösung des Salzes gelegen hatte. Die Ammoniakverbindung ziehe ich der sonst allgemein üblichen Kaliverbindung vor, weil sie einmal etwas energischer erhärtet und dann besonders, weil die Präparate sich besser färben. Die neuerdings von Weigert [2]) wieder empfohlene

1) Einlegen der Präparate (ganzer Stücke oder der Schnitte) in $\frac{1}{2}\%$-ige wässerige Lösung der Hämatoxylin-Krystalle und Nachbehandlung mit 1%-iger Lösung von Kali bichromicum. Heidenhain, Eine neue Verwendung des Hämatoxylin. Dieses Archiv. Bd. 24. Heft 3. p. 468.

2) Ueber Schnellhärtung des centralen Nervensystems zum Zweck der Säurefuchsinfärbung. Centralbl. f. d. med. Wiss. 20. Jahrg. 1882. p. 819.

Schnellhärtung im Brütofen und durch Hinzufügen von Cuprum sulphuricum zur Lösung des chromsauren Salzes sollte nur im Nothfall, eben wenn es sich um schleunige Zubereitung des Materials handelt, angewandt werden. Die Tinctionsfähigkeit der so zubereiteten Präparate zumal hinsichtlich der Neuroglia leidet entschieden. Die sogenannte Müller'sche Flüssigkeit ist für längeres Aufbewahren des Materials von Nutzen, sie erhärtet aber dasselbe nicht genügend. Ich lasse die nervösen Centralorgane je nach der Grösse derselben, nach der Temperatur und andern Umständen sechs bis zehn Wochen in der Lösung des chromsauren Salzes, dessen Stärke ich von $1^1/_2\%$ bis zu 3% allmählich steigere. Dann bewahre ich sie in Alkohol bis zum Verarbeiten auf. Sicher ist jedoch, dass das Material im Alkohol proportional zu der darin verbrachten Zeit an Tinctionsfähigkeit einbüsst. Am besten färbt es sich mit Carmin, ohne in Berührung mit Alkohol gekommen zu sein; unmittelbar der erhärtenden Flüssigkeit entnommen und unter Wasser geschnitten. Da dies nicht so ganz einfach und leicht zu bewerkstelligen ist, thut man wenigstens gut, das Material möglichst bald nach dem Einlegen in Alkohol zu verarbeiten. Dies gilt besonders für die Elemente der Neuroglia, ebenso freilich auch für die nervösen Zellen des Gehirns, während die Nerven-Zellen und -Fasern des Rückenmarks sich oft noch nach jahrelangem Liegen in Alkohol sehr gut färben [1]).

Neben den Präparaten vom gehärteten Material muss man aber auch mit grösster Sorgfalt Schnitte aus ganz frischen und

1) Die nervösen Centralorgane dürfen nicht in Paraffin-, Wachs- oder Harz-Mischungen eingeschmolzen werden, wenn man feinere histologische Studien anstellen will! Ich halte durchaus alle an solchen eingeschmolzenen Präparaten gemachten mikroskopischen Beobachtungen für unzuverlässig. Dagegen ist die Celloidin-Einbettung nach Schiefferdecker sehr zu empfehlen. Sie verändert nichts an der feineren Structur und erlaubt doch umfangreiche und dünne Schnitte zu machen. Handelt es sich freilich um das feinste Detail, so ziehe ich Schnitte, die ich mit einem guten Rasirmesser aus freier Hand mache, vor, da ich diese, allerdings in geringem Umfang, noch dünner anfertigen kann, als es mir mit dem Mikrotom möglich ist. Ausserdem natürlich muss man der eigenen Geschicklichkeit und Uebung die Messerführung anvertrauen, wenn man den Alkohol bei der Behandlung der Präparate vermeiden will oder wenn man frisches oder nicht genügend gehärtetes Material verarbeitet.

aus nur wenig in den Chromsalzen gehärteten Organen studiren. Ich glaube, es ist dies bisher etwas vernachlässigt worden, weil es ungemein schwer ist, feine Schnitte von dem frischen Material zu machen. Dennoch ist es nothwendig, weil die Methoden der Erhärtung ja möglicherweise Veränderungen hervorrufen, die wir erst beim Vergleich mit dem sicher unveränderten Material erkennen können. Von den ganz frischen, womöglich noch warmen Centralorganen lassen sich noch am leichtesten feine Schnittchen anfertigen. Je mehr Zeit nach dem Tode des Thieres verflossen ist, desto schwieriger wird dies.

Die nervösen Elemente der Centralorgane liegen nicht unmittelbar nebeneinander, sondern sind voneinander durch eine andere Masse getrennt, welche man mit einer ganz indifferenten Bezeichnung als Stützsubstanz des Centralnervensystems benennen kann. Sehr häufig wird dieselbe von den Autoren als Bindegewebe bezeichnet und auch wirklich hinsichtlich ihrer histologischen Bedeutung zur „reticulären Bindesubstanz" gerechnet; sie wird als eine Unterart derselben hingestellt neben der cytogenen Bindesubstanz der Schleimhäute und vieler Drüsen und dem Gallertgewebe. Da aber, wie wir sehen werden, das Stützgewebe des centralen Nervensystems nur in Hinsicht seiner Aufgabe, seiner Function mit dem Bindegewebe zu vergleichen ist, im Uebrigen aber und ganz besonders in Hinsicht auf die Entwicklung und auf das Aussehen und das Verhalten des fertigen Gewebes sich wesentlich von ihm unterscheidet, so ist es jedenfalls wünschenswerth, es auch nicht mehr so zu benennen. Ich werde es im Folgenden, um über einen möglichst kurzen Ausdruck zu verfügen, mit der von Virchow eingeführten Bezeichnung „Neuroglia" (gleich Nervenkitt) oder abgekürzt Glia benennen. Die Stützsubstanz der Centralorgane besteht aus zwei Bestandtheilen, aus der ungeformten und der geformten Substanz; beide müssen unter dem Namen Neuroglia zusammengefasst werden, obgleich freilich die Bezeichnung „Nervenkitt" für die zelligen Elemente weniger gut passt als für die Grundsubstanz. Kürzen wir, wie das ja üblich ist, jenes Wort ab, so haben wir in den Bezeichnungen „Glia-Substanz" und „Glia-Zellen" sehr bequeme Namen, welche ich durchaus nicht wie Ranvier in der oben citirten kleinen Arbeit „détestable" finde.

Die Neuroglia besteht aus einer ungeformten Masse, welche für die graue Substanz die Grundlage bildet, in der die übrigen

Elemente eingebettet sind, und welche daher als „Grundsubstanz“ bezeichnet werden darf und aus den geformten Elementen, welche sich überall im ganzen Centralorgan als Zellen und von diesen ausgehende Fortsätze darstellen. Andere Dinge kommen nirgends vor. Und alle anders lautenden Angaben, nach denen in der Stützsubstanz elastische Fasern, Bindegewebsfibrillen oder freie Kerne, sogenannte Körner vorkommen sollen, beruhen auf Täuschungen und zwar auf Täuschungen, die durch die ungenügende Beschaffenheit der Präparate hervorgerufen wurden. Ich komme noch weiter unten darauf zurück, wie schwer es in etwas weniger feinen Schnitten ist, die fasrigen Elemente auseinander zu halten und auf ihren Ursprung zurück zu führen. Besonders aber ist der Mangel in der Färbung Schuld an vielen der eingebürgerten Irrthümer.

Am meisten ist über die freien Kerne oder über die Körner, wie Henle und Merkel[1]) sie genannt haben, geschrieben und gestritten worden. Man meinte und meint auch heute noch vielfach, dass in dem Stützgewebe eine sehr grosse aber nach den Orten wechselnde Menge von runden Körpern vorkomme, die unvermittelt und ohne jede Spur von verbindenden Fortsätzen dem Zwischengewebe eingelagert wären. Die Erklärung des Vorhandenseins einer so grossen Anzahl solcher isolirter Körper im Centralnervensystem ist natürlich schwer zu geben, da an eine functionelle Bedeutung derselben beim besten Willen nicht zu denken ist, besonders da nicht, wo sie in der Körnerschichte des kleinen Gehirns in ungeheueren Massen nebeneinander aufgestapelt gedacht werden. Henle und Merkel suchen sich dadurch zu helfen, dass sie in ihnen junge unentwickelte Gebilde sehen, aus denen sich andere Formen, z. B. Nervenzellen entwickeln können.

Diese freien Körner sind nun, wie schon von Jastrowitz[2]) und Boll[3]) hervorgehoben wurde, durchaus nicht vorhanden. Die nach den gewöhnlichen Methoden hergestellten Präparate geben aber leicht zu ihrer Annahme Veranlassung. In Zupfpräparaten, zumal von der grauen Substanz, zeigen sie sich regelmässig in

1) Henle, Nervenlehre p. 19 u. 20, 60. Henle u. Merkel, Zeitschrift für rationelle Medicin. Bd. 34. p. 75.

2) Archiv f. Psychiatr. Bd. III.

3) Ebendaselbst Bd. IV p. 31.

grosser Zahl, und auf Schnitten, die mit Carmin gefärbt sind, sieht man gleichfalls gewöhnlich sehr viele anscheinend ganz freie runde Gebilde. Und doch ist dies Bild eine durch die Mängel der Präparationsmethoden bewirkte Täuschung. Je besser und sorgsamer die Präparate angefertigt und je aufmerksamer sie durchforscht werden, desto weniger freie Kerne sind zu finden und in vorzüglichen sieht man nur ausnahmsweise hier und da ein rundes, freies Gebilde. Bei der Herstellung der Zupfpräparate zunächst merkt man bald, dass das Protoplasma und die Fortsätze der gleich unten zu schildernden Zellen sehr leicht abfallen und nur die sorgsamste Behandlung sie zu conserviren vermag. Auch dann findet man stets eine Anzahl verstümmelter Zellen, die fast wie freie Kerne aussehen und sie vortäuschen könnten, wenn nicht grössere oder kleinere oft nur minimale Fetzen des Zellleibes oder gar die Fortsätze an ihnen hafteten. So weisen die besten Präparate gar keine Gebilde auf, an denen man nicht die Zellnatur oder wenigstens einen Zusammenhang mit Fasern nachweisen könnte. Freilich werden wir sehen, dass viele Neurogliazellen der grauen Substanz des Rückenmarks einer rückschreitenden Metamorphose der Art unterworfen sind, dass das Protoplasma des Zellleibes vollkommen in der Bildung von Fasern aufgegangen ist, die ein dichtes Netzwerk bilden, in dessen Knotenpunkten die grossen übrig gebliebenen Kerne liegen. Ebenso wird man um so leichter die Anwesenheit eines wenn auch geringen und zarten Zellleibes um den anscheinend freien Kern in gefärbten Schnitten constatiren können, je feiner und sorgsamer gefärbt dieselben sind und wird bei andern derartigen Körnern, denen eine Umhüllung von Protoplasma wirklich ganz fehlt, wenigstens den Zusammenhang mit den Fasern des umliegenden Flechtwerkes erkennen. In andern Gegenden des Centralnervensystems, wie in der Körnerschicht des kleinen Gehirns und des Bulbus olfactorius sind es geradezu kleine runde Nervenzellen mit sehr zarten Fortsätzen, welche für freie Kerne gehalten worden sind. Um Wiederholungen zu vermeiden, verweise ich hinsichtlich dieses Punktes auf die Stellen, wo ich von der Neuroglia jener Hirntheile rede. Nun soll aber doch nicht bestritten werden, dass es hier und da im centralen Nervensystem ganz unregelmässig und durchaus zufällig runde Gebilde giebt, die mit ihrer Umgebung nicht verbunden, also frei sind. Dies sind Lymphkörperchen, Wanderzellen, die hier wie in andern Geweben

des Körpers anzutreffen sind. Doch sind ihrer unter normalen Verhältnissen natürlich so wenige, dass sie nicht in Betracht kommen und nicht zur Aufstellung der freien Körner Veranlassung gegeben haben hönnen [1]). Auch sonst könnte wohl ausnahmsweise ein wirklicher freier Kern in der molekulären Substanz als einsamer Ueberrest der in der embryonalen Zeit reichlich vorhandenen rundlichen Bildungszellen vorkommen. Für die molekuläre Substanz der Rinde des grossen und kleinen Gehirns nehmen selbst solche Forscher, welche den „Körnern“ in der weissen Substanz jede Geltung absprechen, die Existenz derselben an. So behauptet z. B. Boll, dass sie an diesen Stellen in grosser aber nach dem Alter der Geschöpfe wechselnden Menge vorhanden seien. Da sie ja Ueberreste der embryonalen Bildungszellen sind, sollen sie nach der Ansicht und den Beobachtungen von Boll [2]) und Hess [3]) im jugendlichen Alter zahlreicher sein und mit zunehmendem Alter allmählich abnehmen. Ich will nicht bestreiten, dass hier gerade solche functionslose Reste vorkommen, ja ich finde selbst hier und da, wenigstens in der Rinde des kleinen Gehirns einiger jüngeren Thiere, solche runde Körper, die auch in den am besten gelungenen Präparaten keinerlei Zusammenhang mit andern Elementen und keinen einzigen Fortsatz erkennen lassen. Aber so zahlreich wie Boll und andere sie annehmen, sind sie durchaus nicht; im Gegentheil bilden sie auch hier, zumal bei erwachsenen Menschen und Thieren, Ausnahmen. Die grosse Menge der Gebilde aber, welche in der molekulären Substanz des kleinen Gehirns dafür gehalten werden, sind sehr kleine Nervenzellen und zum Theil

---

1) Jastrowitz und Boll l. c. bemerken beide, dass gerade die Gefässe von solchen Lymphoidzellen in Menge begleitet werden. Es wäre das ja nicht unmöglich, doch gestehe ich, dass mein Suchen hinsichtlich dieses Punktes in den allerverschiedensten Präparaten vom Mensch und Säugethieren durchaus nicht von Erfolg gekrönt war; ich fand neben den Gefässen nicht auffallend viel Lymphkörperchen (selbstverständlich meine ich Präparate von gesunden Centralorganen), wohl aber sind die Gefässe stets von besonders zahlreichen Gliazellen begleitet, von denen viele nur ihren rundlichen Leib und nicht die Fortsätze erkennen lassen, so dass sie in nicht genügend gefärbten Präparaten wie runde Zellen mit scharfer durch keinen abgehenden Fortsatz unterbrochenen Contour ausschauen.

2) l. c. p. 43 ff.

3) De cerebelli gyrorum textura disquisitiones microscopicae, Dorpat 1858.

vielleicht, soweit es die an der Oberfläche befindlichen betrifft, Neurogliazellen. Ich selbst habe bis in die letzte Zeit hinein jene runden Körper der molekulären Schichte für freie fortsatzlose und verkümmerte Embryonalzellen gehalten. Bessere Präparate aber und die Oelimmersionen haben mich erkennen lassen, dass entweder alle oder fast alle dieser Gebilde nicht ganz rund sind, sondern sehr verschiedene Formen und zarte Fortsätze besitzen, mittelst welcher sie dem von den Protoplasmafortsätzen der Purkynje'schen Zellen gebildeten Fibrillennetz eingeschaltet sind. Für die diesen Zellen am nächsten gelegenen ist das sehr leicht zu constatiren und auch in der That schon bekannt, aber auch für die übrigen gewähren sehr gute Präparate klare Beweise [1]. Gerade für den Menschen haben mir meine Untersuchungen die Gewissheit hiervon gegeben, da das dem Hingerichteten (siehe oben) entnommene Material Präparate lieferte, welche die nervöse Natur der in der molekulären Substanz zerstreuten, aber in ziemlich grosser Anzahl vorhandenen Gebilde erkennen liess. Aber auch bei verschiedenen Thieren fand ich die Verhältnisse durchaus deutlich und ohne Zweifel so wie erwähnt. Nur sind nach meinen Beobachtungen diese kleinen Nervenzellen lange nicht so zahlreich, wie beim Menschen, wie freilich überhaupt die molekuläre Schichte bei diesem stärker als bei den Säugethieren entwickelt ist. Doch da ich weiter unten noch ausführlicher auf die Verhältnisse der Kleinhirnrinde eingehen muss, will ich hier nicht das Genauere besprechen. Auch in der molekulären Schichte des Grosshirns sind die „Körner“ wenn überhaupt vorhanden, viel seltener als gewöhnlich angenommen wird, und sind es hier die stark gefärbten Leiber einiger Gliazellen, welche zu ihrer Annahme irrthümlich führen. Wir werden am passenden Ort weiter unten sehen, dass zerstreut in dem Netzwerk der zarteren Neurogliazellen einzelne derbere, stärkere liegen, welche sich dunkler färben. Da auch hier wieder der Zellleib sich viel leichter als die Fortsätze färben, hebt er sich als rundliches Gebilde besonders deutlich hervor und ist in nicht vollkommen tingirten Präparaten ganz allein zu sehen, so einen isolirten runden Körper vortäuschend.

---

1) Deiters, Untersuchungen über Gehirn und Rückenmark. Herausgegeben von Max Schultze. Braunschweig 1865. p. 95 erklärt diese kleinen Zellen gleichfalls für nervöse Elemente.

Aus dem eben Gesagten das Wichtigste zusammenfassend, behaupte ich also, dass im Centralnervensystem erwachsener Geschöpfe freie runde Gebilde ohne Fortsätze, sogenannte Körner, nur zufällig, ganz ausnahmsweise und unregelmässig vorkommen. Dieselben sind einmal wandernde Lymphoidzellen, die durch den Tod des Geschöpfes an dieser Stelle festgebannt wurden, oder sie sind aus der embryonalen Zeit übrig gebliebene Bildungszellen, welche jetzt als functionslose übrigens ganz ausserordentlich seltene Gebilde in der Grundsubstanz einiger Parthien der Centralorgane eingelagert sind. Dagegen existiren die für gewöhnlich als „Körner“ oder als „freie Kerne“ beschriebenen Körper in Wirklichkeit nicht, vielmehr werden andere Gebilde irrthümlich für solche genommen, weil die ausserordentliche Schwierigkeit, vollkommene Tinctionspräparate zu erhalten, die richtige Erkenntniss der Verhältnisse hindert.

Andere, z. B. Gerlach[1]) finden elastisches Gewebe zwischen den nervösen Elementen. Von dem Besitz einiger zelliger Gebilde abgesehen, besteht nach ihm die Stützsubstanz nur aus elastischen Fasern.

Schwalbe, der neuerdings ganz eigene Anschauungen über die Neuroglia ausgesprochen hat[2]), sieht zwischen den Nervengebilden und ihnen sich anschmiegend, kleine platte Endothelzellen. Diese wurden auch schon aus der Rinde des grossen Gehirns beschrieben, wo sie die sogenannten pericellulären Räume auskleiden sollten. Endlich wird am häufigsten fibrilläres Bindegewebe als wichtiger oder geradezu hauptsächlichster Factor des Stützgewebes der Centralorgane beschrieben. Alle diese Dinge kommen nicht vor. Ich werde weiter unten hinsichtlich des fibrillären Bindegewebes im Rückenmark und der medulla oblongata sehr unwesentliche Ausnahmen zu constatiren haben. Im Uebrigen aber ist mit grösster Bestimmtheit daran festzuhalten, dass die Gerüstsubstanz des Centralnervensystems in einigen Partieen, besonders der grauen Substanz, nur aus der ungeformten Grundsubstanz und aus den Neurogliazellen mit ihren langen Fortsätzen besteht, in andern, besonders in der weissen Substanz, nur aus

1) Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben. Leipzig 1871. p. 670.

2) Hoffmann's Anatomie. 2. Auflage. Bd. II. p. 304.

den Zellen und deren Ausläufern. Es würde diese Arbeit gar zu umfangreich machen, wollte ich die Ansichten und Angaben der Forscher über die Neuroglia hier im Einzelnen anführen. Den meisten derselben kann nur noch ein historischer Werth zugesprochen werden und erscheint es mir ein Kampf mit Windmühlen zu sein, gegen sie zu polemisiren. Ich glaube bestimmt, dass so ausgezeichnete Mikroskopiker, so scharfe Beobachter wie Henle und Gerlach heute auch schnell zu einer andern Ansicht gelangen würden, wollten sie noch einmal mit den verbesserten Methoden der heutigen Technik die Verhältnisse untersuchen. Studire ich meine Rückenmarkspräparate durch, zumal die vom Ochsen, so kann ich durchaus nicht begreifen, wie solche Figuren entstehen konnten, wie z. B. die Figur 219 B in Gerlach's Arbeit [1]) und Figur 14 u. a. in Henle's und Merkel's Aufsatz [2]). Sie können offenbar nur nach Präparaten angefertigt sein, welche heute bei der fortgeschrittenen Technik als ungenügend angesehen werden müssen.

Auf die ungeformte Grundsubstanz ist bisher niemals und nirgends die ihr zukommende Rücksicht genommen worden. Die Litteratur bietet keine genaue Beschreibung derselben und ihrer Verhältnisse. Nur in einer Beziehung ist viel über sie geschrieben und gestritten worden, nämlich hinsichtlich der Bedeutung der kleinen Gebilde, der sogenannten Molekel, welche man in ihr zu finden glaubte. In manchen Beschreibungen des Centralnervensystems ist von einer Grundsubstanz überhaupt nicht die Rede, sondern man spricht nur von einem „granulirten Bindegewebe", welches die Zwischenräume zwischen den nervösen Elementen ausfüllen soll. Dies Gewebe aber wird aus Zellen und deren Fortsätzen bestehend gedacht. Letztere sollen nicht scharf und glatt contourirt, sondern mit anhaftenden Körnchen versehen sein. In andern Darstellungen liest man von einer molekulären Substanz, welche unserer Grundsubstanz entspricht. Man legt ihr aber nicht die richtige Bedeutung bei, und lässt sie auf bestimmte Partieen der grauen Substanz beschränkt sein, während sie in derselben überall zu finden ist [3]).

1) l. c. p. 670.

2) Ueber die sogenannte Bindesubstanz der Centralorgane des Nervensystems. Zeitschr. f. rat. Med. III. Reihe. Bd. 33. Tab. IV.

3) Nachdem diese Arbeit bereits niedergeschrieben war, erschien eine

Zunächst, was die Verwendung der Grundsubstanz betrifft, so bildet sie einmal, wie wir noch näher sehen werden, mit den geformten Elementen der Glia die äusseren und inneren Umhüllungsmassen des Centralnervensystems. Hier können wir sie am besten studiren, da sie hier die grösste quantitative Entwicklung besitzt und nicht wie in der grauen Substanz durch zahlreiche feine Nervenfibrillen getrübt wird. Zweitens ist sie dann die Grundlage der grauen Substanz, in der die andern Elemente eingebettet sind. Wenig wird sie für den Aufbau der weissen Substanz verwandt. Zwischen den einzelnen Nervenfasern ist sie überhaupt nicht vorhanden. Doch werden in der weissen Substanz des Rückenmarks die stärkeren Balken der Stützsubstanz aus Zellnetzen und Grundsubstanz zusammengesetzt.

In der grauen Substanz ist die Grundsubstanz in sehr bedeutender quantitativer Entwicklung vorhanden. Diese ist jedoch bei den verschiedenen Säugethieren durchaus nicht gleich. So weit ich es nach dem von mir untersuchten Material beurtheilen kann, möchte ich behaupten, dass die quantitative Entwicklung der Grundsubstanz im umgekehrt proportionalen Verhältniss zur Entwicklung der nervösen Elemente steht, diese aber wieder der Höhe der Intelligenz der betreffenden Thierarten entspricht. Es gilt dies besonders für die Rindenpartieen des grossen Gehirns und lässt sich hier gut constatiren.

So ist im menschlichen Grosshirn viel weniger Grundsubstanz enthalten als in dem der höher begabten Säugethiere; bei diesen wieder weniger als in dem Centralorgane niederer Säugethiere. Ich schätze z. B. beim Igel die Menge der Grundsubstanz in den Rindenschichten des grossen Gehirns gleich dem dritten Theil der ganzen Masse der grauen Substanz, bei der Katze oder beim Hunde wird sie annähernd ein Viertel der grauen Substanz ausmachen; beim Affen finde ich die Menge schon wieder deutlich geringer, und in der Rinde des menschlichen Gehirns schätze ich

---

kleine Publication von Ranvier über die Neuroglia in den „Archives de Physiologie normale et pathologique.“ Brown-Sequard, Charcot et Vulpian. Er kennt offenbar auch keine Grund- oder Zwischen-Substanz im Centralnervensystem, denn er führt als Bestandtheile der grauen Substanz nur an: Die nervösen Zellen und deren Ausläufer, Nervenfasern mit und ohne Mark, die Gliazellen mit ihren Ausläufern und die Blutgefässe mit einer bindegewebigen Scheide.

sie auf etwa ein Fünftel der grauen Substanz. Gilt dies für die Hirnrinde, so gibt es andere weniger ausgedehnte Territorien, in denen die Grundsubstanz bei allen Geschöpfen eine viel grössere Menge ausmacht, gewiss die Hälfte der ganzen Masse und vielleicht noch darüber. So ist sie z. B. in der substantia gelatinosa centralis des Rückenmarks ungemein entwickelt; noch mehr in gewissen Glia-Anhäufungen am Boden des vierten Ventrikels.

Die Grundsubstanz ist in allen Theilen des Centralnervensystems ganz gleich beschaffen. Sie ist homogen, structurlos und durchaus durchsichtig glashell; sie ist eine weiche aber feste, nicht flüssige elastische Eiweisssubstanz, welche beim Absterben des centralen Nervensystems nicht etwa durch Gerinnen fester wird, sondern im Gegentheil etwas an Consistenz verliert.

Man hat in der letzten Zeit viel über kleine Einlagerungen der Grundsubstanz, die man Molekel nannte, gestritten. Fast alle Forscher fanden nämlich die Grundsubstanz nicht homogen, sondern in ihr eine unendliche Menge kleiner rundlicher oder ovaler Gebilde, der Molekel. Man sprach daher gewöhnlich nicht von einer Grundsubstanz, sondern einfach von einer molekulären Masse. Einige Forscher, besonders Rindfleisch[1]), legten diesen Molekeln eine fundamentale Wichtigkeit bei, indem sie annahmen, dass die feinsten aus der Verästelung der Protoplasmafortsätze der Nervenzellen hervorgehenden Fibrillen in der Hirnrinde nicht ineinander übergingen und durch diese Bildung eines zusammenhängenden feinsten Fasernetzes alle Nervenzellen miteinander in Verbindung brächten, sondern dass diese Endfibrillen sich in kleinen körnigen Gebilden, eben den Molekeln auflösten. Dann wäre die molekuläre Masse nicht ein Theil der Stützsubstanz, sondern nervös und gerade als die eigentliche centrale Substanz, in der alle Nervenreize endigen resp. beginnen, von allergrösster Wichtigkeit. Andere, Gerlach[2]) an der Spitze, läugneten diese Bedeutung der Molekeln. Ich hatte früher auch stets an eine molekuläre Structur der Grundsubstanz geglaubt und meinte, die kleinen rundlich ovalen Gebilde deutlich zu sehen. Als ich nun aber neuerdings die

---

1) Zur Kenntniss der Nervenendigung in der Hirnrinde. M. Schultze's Arch. f. mikr. Anatom. Bd. VII. p. 453.

2) Ueber die Structur der grauen Substanz des menschlichen Grosshirns. Centralblatt f. d. med. Wissensch. 1872. p. 273.

Stützsubstanz der Centralorgane viel genauer als früher untersuchte, fand ich zu meinem Erstaunen, dass die Grundsubstanz überall gleich homogen und glashell sei, ich konnte nirgends mehr die Molekel erkennen. Die starken Oel- und Wasserimmersionen liessen sie ebenso klar und ohne Einlagerungen erscheinen, wie die schwächeren Systeme. Ich erkannte dies zuerst an dünnen Schnitten durch erhärtete Gehirne, welche nach bekannter Methode in Canadabalsam eingeschlossen waren. Da aber der Einwand möglich ist, dass die Behandlung dieser Präparate mit Alkohol und dann mit den stark lichtbrechenden Substanzen (Terpentin oder Kreosot und Canadabalsam) die Molekel auflösen oder wenigstens so durchsichtig machen könne, dass sie nicht mehr zu erkennen sind, untersuchte ich auch Gehirne, welche keiner eingreifenden Behandlung unterworfen gewesen waren. Einmal suchte ich von ganz frischen, noch warmen Organen kleine dünne Schnittchen anzufertigen, die ich in halbprocentiger Kochsalzlösung oder Augenkammerflüssigkeit studirte. Leider aber gelingt es auf diese Weise sehr schwer, so ganz feine Schnittchen zu erhalten, wie sie nöthig sind, um Irrthümer auszuschliessen; nur zufällig wird in einer grossen Reihe von Präparaten eine kleine Stelle genügend dünn. Um diesem Uebelstand abzuhelfen, benutzte ich auch Gehirne, welche einige Tage in dreiprocentiger Lösung von doppeltchromsaurem Ammoniak gehärtet waren. Es ist nicht anzunehmen, dass dieses Salz in irgend einer andern Weise auf die Grundsubstanz wirkt, als dass es sie gerinnen lässt und sie zu gleicher Zeit etwas färbt. Jedenfalls können etwa vorhandene Molekel durch diese Härtung nicht verschwinden. Von diesen Gehirnen fertigte ich dann ohne Benutzung von Alkohol, das Messer nur mit Wasser befeuchtend, möglichst feine Schnitte an und studirte sie in Wasser liegend. Auch betrachtete ich vielfach Schnitte, die ich von Stückchen der Rinde anfertigte, welche in Osmiumsäure erhärtet waren. Alle Untersuchungen aber hatten dasselbe Resultat, nämlich, dass die Grundsubstanz durchaus homogen und ohne eigene geformte Elemente ist. Ich habe diesem Punkt die grösste Aufmerksamkeit gewidmet und ihn mit einem Aufwand von viel Zeit und grosser Mühe untersucht. Ich kann daher obige Behauptung mit grösster Bestimmtheit aussprechen, trotzdem dass mehrere unserer ersten Histologen die Verhältnisse anders gesehen haben. Ich habe mich gefragt, wie dieser allgemeine Irrthum möglich ist. Einmal könnte

man ja leicht annehmen, dass jene Forscher Durchschnitte von Fasern, theils von Nervenfibrillen, theils von Fortsätzen der Gliazellen für kleine Molekel gehalten haben. In der That ist derartiges wohl sehr häufig vorgekommen. Ich werde noch weiter unten zeigen, wie z. B. Henle, dann aber auch Andere, die Grundsubstanz im Rückenmark „granulirt" sahen, weil sie die zahlreichen Querschnitte der Gliafasern nicht als solche erkannten. So auch gewiss in den Rindenschichten des Gehirns. Es reicht aber dies nicht hin, um die allgemeine Täuschung zu erklären, um so weniger, als einige Forscher, wie z. B. Boll, sich geradezu gegen die Annahme verwahren, als ob sie Molekel und durchschnittene faserige Elemente verwechselt hätten. Es kommt aber etwas Anderes hinzu. Keiner der bisherigen Untersucher hatte eine richtige Vorstellung von den Gliazellen der Rindenschichten. Zwar nahmen Einige ein Netzwerk solcher Zellen in jenen Gegenden an, Manche hatten auch einzelne Gliazellen gesehen, aber von dem dichten aus Zellen und deren Fortsätzen gebildeten Gerüst, von dem Flechtwerk, in dessen Maschen die Grundsubstanz und die nervösen Elemente eingelagert sind, hatte man keine rechte Vorstellung. Gerade in den Gegenden nun, in denen man die Molekel sieht und beschreibt, sind die Gliazellen beim Menschen und vielen Säugethieren durch ihren granulirten Zellleib ausgezeichnet. Derselbe enthält in seiner Substanz kleine rundliche oder ovale Körnchen. Da man nun die in der That sehr schwer zu erkennenden Zellen nicht sah, höchstens ihren Kern abgrenzen konnte, den Zellleib aber mit der Grundsubstanz verschmolz, so liess man eben die Granula der Zellen dieser angehören. Die Zellen sind hier, wie wir noch sehen werden, ziemlich platt und liegen also dicht übereinander. In den gewöhnlichen Schnitten daher, ja selbst in leidlich dünnen, hat man stets mehrere Zellen übereinander in verschiedenen Ebenen, so dass ein Fleckchen Grundsubstanz womöglich zwischen zwei Gliazellen oder wenigstens unter oder über einer gesehen wird. Dadurch wird die irrthümliche Vermischung dieser Elemente unter dem Mikroskop um so leichter. Uebrigens haben, wie es scheint, die meisten Forscher diese Frage an Zupfpräparaten zu studiren gesucht. Da nun die Körper dieser Gliazellen leicht zerfallen, so können in diesen Präparaten die gänzlich isolirten Granula der Zellen solche Molekel vortäuschen, oder abér man sieht Stückchen des Zellleibes, welche

sich vom Kern losgelöst haben, als kleine Partieen der Grundsubstanz mit Molekeln gefüllt an. In der That fand ich, dass man in Zupfpräparaten den Ursprung der kleinen Partikelchen nicht feststellen kann und dass sie daher für die Entscheidung unserer Frage ungeeignet sind. Ich glaube aber, dass Jeder, welcher das Netzwerk der Gliazellen und ihrer Ausläufer genau kennen gelernt hat und so die durch diese Elemente ermöglichten Irrthümer vermeiden kann, bei einem sorgsamen Studium der Grundsubstanz zu demselben Resultat kommen wird wie ich, dass sie an und für sich absolut structurlos ist und keine Molekeln enthält. Nannte ich sie oben glashell, so muss ich doch hinzusetzen, dass sie beim Erhärten sich in so fern ein klein wenig verändert als sie eine minimale kaum bemerkbare Trübung annimmt, sie gleicht dann einem sehr hellen Milchglas. Mit den allerstärksten uns zu Gebote stehenden Vergrösserungen, z. B. Zeiss Oelimmersion $^1/_{18}$, sieht man sie dann wie von einem ungemein feinen Staub durchsetzt, sie hat ihren Glanz verloren, doch gelingt es auch jetzt nicht, kleine Körper wirklich zu erkennen und abzugrenzen. Vergleicht man das Aussehen der Grundsubstanz in diesem Zustand mit dem im frischen Gehirn, so muss man diese leichte Trübung als eine Wirkung der erhärtenden Flüssigkeiten ansehen. Durch dieses Aussehen unterscheidet sie sich von der geronnenen Lymphe, welche auch in dem erhärteten Material vollkommen glashell und glänzend aussieht. Auch färbt sie sich schwerer als diese, die durch Carmin wenigstens hellrosa gefärbt wird. Die Grundsubstanz wird durch die gebräuchlichen Tinctionsmethoden ganz ausserordentlich schwer gefärbt. Carmin in den verschiedensten Anwendungsarten, Haematoxylin und die Anilinfarben, welche ich probirte, geben ihr kaum einen Schimmer ihrer Farbe. Osmiumsäure bräunt sie nach sehr langer Einwirkung ein wenig; ebenso müssen die Metallsalze lange wirken, ehe sie dieselbe färben.

Ich sagte oben, die Grundsubstanz sei weich aber fest und elastisch, nicht flüssig. Dass sie das erstere ist, wird Jeder gern glauben, da das ganze Centralnervensystem so weich ist wie kein anderes Organ des Körpers. Und von den Elementen desselben sind jedenfalls, wie aus der weitern Betrachtung klar werden wird, die Neurogliazellen und deren Ausläufer am festesten und widerstandfähigsten. Die Grundsubstanz scheint doch die Nervenzellen und deren Ausläufer noch an Festigkeit zu über-

treffen und jedenfalls ist sie viel consistenter als das Nervenmark, welches ja im Leben flüssig ist. Dass die Grundsubstanz dies nicht ist, zeigt schon deutlich genug das Aussehen und Verhalten der durchschnittenen und blosgelegten lebenden grauen Substanz des Gehirns. Ich habe sie bei ziemlich zahlreichen Exstirpationen eines Theils der Rinde von Hunden zum Zweck secundärer Degeneration genau betrachtet. Wäre ein so beträchtlicher Theil der Rindensubstanz flüssig oder auch nur zähflüssig, von Honigconsistenz, so würde sich das in dem Aussehen der Schnittfläche verrathen. Die flüssige Substanz müsste doch über das Niveau der Schnittfläche austreten, zumal da das schneidende Instrument nicht allzu scharf sein konnte, und daher einen Druck auf die Nachbarschaft der vor der Schneide befindlichen Partie ausübte. Das ist aber nicht der Fall; selbst mit der Lupe betrachtet zeigte sich die Schnittfläche eben. Ebenso glatt blieb dieselbe auch, wenn ich ein Gehirn frisch anschnitt und dann härtete, wenigstens so weit es die graue Substanz angeht, denn auf der Schnittfläche der weissen Substanz zeigen sich unendlich viele kleine Buckel, die wohl aus ausgeflossenem und geronnenem Nervenmark bestehen. Ja selbst wenn man einen leichten Druck auf das frische, durchschnittene Gehirn ausübt, quillt die Grundsubstanz nicht aus den Maschen des Flechtwerks, in denen sie gelagert ist, über die Schnittfläche hervor. Dies beweist, dass sie auch eine gewisse, nicht ganz unbedeutende Elasticität besitzt, denn eine weiche aber nicht elastische Masse würde durch einen Druck leicht hervorgepresst werden. Davon dass die Grundsubstanz im lebenden Gehirn consistenter ist als im abgestorbenen, kann man sich leicht überzeugen. Das dem eben getödteten Thier entnommene noch warme Gehirn fühlt sich viel fester und elastischer an als einige Stunden nachher. Noch besser erkennt man dies, wenn man gleich grosse Stücke eines frischen noch warmen Gehirns und eines solchen, das etwa 10 Stunden nach dem Tode des Thieres gelegen hat, auf Festigkeit und Elasticität prüft und mit einander vergleicht; der Unterschied ist ein sehr bedeutender. Es gelingt daher, wie schon erwähnt wurde, sehr viel leichter, mit dem Rasirmesser feine Schnitte von dem ganz frischen Gehirn, das noch warm ist, zu machen, als von einem, das schon einige Stunden nach dem Tode gelegen hat, und in dem eine wenn auch sehr geringe Zersetzung stattgefunden haben mag. Wenn auch

wohl bei dieser Erscheinung die Nervenzellen mit in Betracht kommen, so wird sie in der grauen Substanz doch wohl hauptsächlich durch die absterbende und ihre Elasticität verlierende Grundsubstanz verursacht. So ist es auch zu erklären, dass man bei einem Gehirn, das schon 20—30 Stunden nach dem Tode gelegen hat (je nach der Temperatur oder andern Umständen entsprechend findet die Zersetzung schneller oder langsamer statt) durch einen leichten Fingerdruck eine dauernde Impression bewirken kann, was bei dem frischen oder gar beim lebenden Gehirn unmöglich ist. Da die geformten Elemente der Stützsubstanz noch bedeutendere Elastizität besitzen als die Grundsubstanz, so kann das centrale Nervensystem sich ausdehnen und wieder verkleinern, ein Vorgang, der bei der Pulsation desselben fortwährend Statt hat.

Ich gehe zur Betrachtung der zelligen Elemente der Neuroglia über. Die für sie gebräuchlichen Benennungen sind mannigfach und nicht immer zweckmässig. Ich habe schon oben den Ausdruck „Zellen des Bindegewebes des Centralnervensystems“ verdammt. Besser und nur zu lang ist „Zellen der Stützsubstanz“, das einfachste ist wieder Neuroglia- oder Glia-Zellen. Da Deiters dieselben zuerst genau und gut in seinem nachgelassenen Werke[1]) beschrieben hat, werden sie ihm zu Ehren auch vielfach „Deiters'sche Zellen“ genannt. Aus ähnlichem Grunde findet man die Namen „Boll'sche“ und „Golgi'sche Zellen“[2]). Jastrowitz[3]) verglich sie mit Spinnen und nannte sie „Spinnenzellen“, ein Ausdruck, der sehr beliebt geworden ist. Diese Zellen haben eine noch allgemeinere Verbreitung im Centralnervensystem als die Grundsubstanz, da kein auch noch so kleiner Theil derselben ohne das schützende und stützende Netzwerk, welches jene mit ihren Ausläufern durch gegenseitige Verbindung bilden, vorkommt. Dass bei dieser grossen räumlichen Verbreitung und bei der Verwendung in den verschiedensten Theilen und Substanzen der

---

1) Untersuchungen über Gehirn und Rückenmark. Herausgegeben von Max Schultze. Braunschweig 1865.

2) Boll beschrieb sie in der früher citirten Arbeit und Golgi in „Contribuzione alla fina Anatomia degli organi centrali del systema nervosa.“ Rivista clinica 1871.

3) l. c.

Centralorgane die Form und die besondern Verhältnisse der Gliazellen nicht überall dieselben sein können, leuchtet schon a priori ein. Und in der That bei näherem Studium findet man eine Mannigfaltigkeit des äusseren Aussehens, der Grössenverhältnisse, der Zahl und Stärke der Fortsätze, der Art ihres Ursprungs aus dem Zellleib, der Zellformen, ja der Consistenz, welche uns an die reichen Verschiedenheiten erinnert, die die Nervenzellen darbieten. Und wie eine bestimmte Form und bestimmte Verhältnisse für die nervösen Zellen der einzelnen Localitäten der Centralorgane charakteristisch sind, so entspricht auch in Hinsicht der Gliazellen ein besonderer Typus dem bestimmten Ort, wenn auch freilich hier Unregelmässigkeiten viel gewöhnlicher sind als bei den nervösen Gebilden.

Zunächst was ist allen Gliazellen gemeinsam? Am meisten charakteristisch für sie sind jedenfalls die Fortsätze. Ebenso wie im Centralnervensystem keine Nervenzellen ohne Ausläufer vorkommen, so auch sind Zellen der Stützsubstanz ohne solche nicht denkbar. Um eben an der Bildung des Gerüstes für die eingelagerten nervösen Elemente Theil nehmen zu können, müssen die Gliazellen sich mittelst Ausläufer mit andern gleichartigen Elementen verbinden. Ich kann auch auf das Bestimmteste behaupten, dass im Centralnervensystem durchaus keine Gliazellen vorkommen, die ohne Fortsätze sind, und die daher isolirt, ohne Verbindung mit dem allgemeinen Stützgerüst liegen. Hinsichtlich der Anzahl der Fortsätze ist Bestimmtes nicht anzugeben. Meistens besitzen die Zellen sehr viele, doch kommen auch solche mit ganz wenigen vor. Zellen mit einem einzigen Fortsatz sind, wenn sie überhaupt existiren, sehr selten, sie könnten vielleicht ausnahmsweise an der Oberfläche der Hirnrinden vorkommen. Bipolare Zellen kommen an bestimmten Stellen vor, besonders dort, wo lange Fäden nöthig sind. Der Zellleib kann dann hier so sehr in der Bildung der auswachsenden Fortsätze aufgehen, dass er nur noch eine geringe Anschwellung in der Mitte jener ausmacht, ja man findet an jenen Stellen Hornfäden, welche von einem Zellkörper keine Spur mehr an sich haben, aber nachweisbar in der gedachten Weise entstanden sind. Ich komme auf sie zurück. Gliazellen mit drei oder sehr wenigen nach verschiedenen Seiten abgehenden Fortsätzen kommen in allen Theilen des Centralorgans vor; doch sind sie viel seltener als die mit vielen Aus-

läufern versehenen. In Hinsicht des weiteren Verhältnisse zeigen die Fortsätze grosse Verschiedenheiten. Schon was die Verästelung derselben angeht, so herrscht grosse Mannigfaltigkeit. Im Allgemeinen kann man wohl behaupten, dass die Ausläufer der Gliazellen sich lange nicht so reichlich verästeln wie z. B. die Protoplasmafortsätze der Nervenzellen. Doch hängt hier sehr viel von der Verwendung der betreffenden Stützzellen und von der Gegend der Centralorgane ab. So bilden sie in der weissen Substanz Netze mit verhältnissmässig stärkeren und kräftigeren Fäden, der Art, dass eben die Fortsätze sich miteinander verbinden, ehe sie durch besonders reichhaltige Verästelung feiner geworden sind. In der grauen Substanz aber, welche ja die feinsten nervösen Elemente d. h. die aus den Plasmafortsätzen hervorgegangenen zarten Fibrillen enthält, ist auch das Netzwerk der Neuroglia enger, ihre Elemente feiner. Daher theilen sich im Allgemeinen die Fortsätze der in ihr gelegenen Gliazellen, welche schon von vornherein feiner angelegt sind, viel mehr und bilden endlich durch reichhaltige Verästelung ungemein zarte, kaum noch erkennbare Fäserchen. Doch muss ich, um ein Missverständniss zu vermeiden, noch ausdrücklich betonen, dass auch in der weissen Substanz reiche Verästelungen sehr gewöhnlich sind, und überall allerfeinste aus den Verästelungen hervorgegangene Gliafasern gefunden werden. Ich hebe dies deshalb noch so besonders hervor, weil zu meiner grössten Verwunderung die gründlichsten Kenner der Neuroglia durchaus entgegengesetzter Ansicht sind. Deiters [1]) freilich fand seine Stützzellen mit sich theilenden Fortsätzen versehen und bildet auch eine solche ganz richtig ab. Die späteren Forscher unseres Gewebes aber bestreiten mit grösster Entschiedenheit jede Verästelung der Gliafortsätze und behaupten, dass gegentheilige Angaben auf Täuschungen beruhen. So nament- Golgi [2]) und Boll. Krause [3]) bildet zwar seine Gliazellen mit

---

1) l. c. Tab. II. Fig. 10 bildet er ziemlich reiche Verästelungen einer Gliazelle ab. Dieselbe giebt überhaupt ein sehr gutes und richtiges Bild einer solchen und finde ich in der ganzen späteren Litteratur keine Abbildung, die an Naturtreue ihr gleich käme. Sie entspricht etwa meiner Fig. 6, ist jedoch reicher an Theilungen.

2) Golgi, Contribuzione alla fina Anatomia degli Organi centrali del sistema nervoso. Rivista Clinica 1871.

3) W. Krause, Handbuch der menschlichen Anatomie. Hannover 1876. p. 398.

einigen Verästelungen ab, gibt aber in der Beschreibung an, dass die Theilungen wahrscheinlich nur vorgetäuscht seien, indem zwei oder mehrere Fäden vom Zellkörper aus eine Strecke zusammen verliefen. Die Erklärung dieses auffallenden Irrthums liegt darin, dass, wie dies auch die Abbildungen deutlich beweisen, die Präparate nicht vollkommen genug waren, und dass auch die betreffenden Forscher die feinsten Verhältnisse der Gliazellen nur an Zupfpräparaten, nicht daneben in feinen Schnitten studirten, da in diesen doch Manches erhalten bleibt, was selbst bei der vorsichtigsten Maceration zu Grunde geht. Beim Zerzupfen lösen sich die feinsten Aeste leicht ab, besonders auch deshalb, weil die grosse Mehrzahl derselben nicht frei auslaufen, sondern in der Verschmelzung mit andern Fasern aufgehen. Bei vielen Fortsätzen beginnt die Theilung erst spät, in grosser Entfernung vom Zellleib; ja sie können unter Umständen mehr als ein Fünftel Millimeter weit laufen, ehe sie den ersten Theilfaden abgeben. Da nun die feinen Gliafasern auch sehr brüchig sind, ist es in der That kein Wunder, wenn die zarten Aestchen von den stärkeren Fortsätzen abbrechen und an ihren Endverbindungen haften bleiben. So können sich dann jene als die nackten dicken Strünke darstellen, welche Golgi und Jastrowitz abbilden. Sicher sind auch von den Zellen, deren Abbildungen dieser Arbeit beigegeben sind, sehr viele feine Theilfasern bei der Präparation abgebrochen. Ich habe eine grosse Zahl von Zellen isolirt, deren Ausläufer sich viel schöner verästelten, die aber aus andern Gründen nicht abgebildet wurden. Auch findet man in Zupfpräparaten sehr häufig einzelne abgebrochene Hauptfortsätze mit den bis in das feinste Detail gehenden Verästelungen. Häufig sind dann die Endfäden noch in Verbindung mit den von andern Zellen herkommenden, mit denen zusammen sie engmaschige Geflechte bilden. Den besten Beweis aber für die reiche Verästelung der meisten Gliazellen bieten Längsschnitte durch die weisse Substanz, wenn sie in sehr gelungener Weise gefärbt sind. Figur 15 z. B., durchaus nach der Natur gezeichnet, wird hoffentlich einen Jeden überzeugen, dass die Fortsätze der Gliazellen sich reichlich verästeln können. Auch in Querschnitten kann man häufig genug Theilungen beobachten. Dass, wie schon oben hervorgehoben wurde, diese in der grauen Substanz im Allgemeinen noch zahlreicher sind, dass in der durch Verästelung der Gliafortsätze noch zarteres Faserwerk hervorgeht,

lehrt z. B. Fig. 17a. Es ist dies eine Darstellung des überaus feinen Gliageflechtes der äussersten Schicht der Kleinhirnrinde. Freilich muss ich nun auch zugestehen, dass doch in der That viele Gliazellen gefunden werden, deren Fortsätze eine sehr geringe Neigung zur Theilung besitzen. So scheint z. B. die Zelle, welche Figur 7 darstellt, ziemlich unverletzt und vollständig zu sein; ihre zarten Ausläufer sind also durch weite Strecken hindurch zu verfolgen, ohne dass man Aeste von ihnen abgehen sähe. Aehnliches beobachtet man besonders bei Zellen, welche den Gliaanhäufungen, dann der Gliahülle des Rückenmarks u. s. w. entnommen sind. An diesen Stellen scheinen nämlich die Ausläufer der Stützzellen sich weniger durch Verschmelzung ihrer Endfäden zu verbinden, sondern dadurch, dass dieselben nach allen Richtungen durcheinanderlaufend einen dichten Filz bilden.

Der Vollständigkeit wegen sei, was sich wohl von selbst versteht, hinzugefügt, dass den Zellen eine äussere Hülle in keiner Weise zukommt, sie besitzen weder eine eigne Zellmembran, noch auch eine aus andern feinen Elementen gewebte Umhüllung.

Eine sehr wichtige Eigenthümlichkeit unserer Zellen liegt in ihrer chemischen Beschaffenheit. Das Protoplasma ihres Zellleibes und der Fortsätze, zum Theil auch ihre Kerne erfahren nach der Geburt eine Umwandlung in Keratin, sie verhornen. Die hierbei in Betracht kommenden Verhältnisse sind jedoch sehr complicirt und es wird für das Verständniss besser sein, wenn wir erst später genauer auf sie eingehen, nachdem wir zunächst das Nöthigste über Form und Grösse der Zellen besprochen haben.

Die wesentlichsten Unterschiede der äusseren Gestalt und des Aussehens werden ganz besonders durch die quantitativen Verhältnisse des Kerns und des Leibes der Zellen bedingt. Hierzu kommt dann die grössere oder geringere Entwicklung der Fortsätze derselben, zumal die Entwicklung im Verhältniss zum Zellkörper; endlich drittens der mehr oder weniger fortgeschrittene Grad der Verhornung. So finden wir, und zwar ganz besonders im verlängerten und im Rückenmark so ausserordentliche Unterschiede im Aussehen der Gliazellen, dass man sie nur sehr ungern zusammenwerfen und mit demselben Namen bezeichnen mag. Wenn wir nun zunächst beim Mark verweilen und dessen Stützzellen genau studiren — was nur durch die Combination sehr gelungener und gut gefärbter Isolirungs- und Schnitt-Präparate ge-

schehen kann —, so sehen wir zwar eine grosse Anzahl verschiedenartiger Formen, finden aber bei aufmerksamer Vergleichung, dass sich alle in zwei grosse Gruppen sondern lassen. Die Zellen nun, welche die Extreme derselben bilden, sind so ausserordentlich verschieden gestaltet, dass sie sich diametral gegenüber zu stehen scheinen, und dass man versucht ist, zwei ganz getrennte Zellarten der Stützsubstanz anzunehmen. In der That wäre man hierzu auch gezwungen, wenn nicht so mannigfache Uebergangsformen vorkämen, dass die breite und tiefe Kluft zwischen den extremen Formen vollkommen überbrückt wird. In grösster Kürze lassen sich diese beiden Zellsorten in folgender Weise characterisiren: Die erste Form besitzt stets einen verhältnissmässig sehr grossen Kern, der recht häufig ganz nackt ohne jede Umhüllung eines Zellleibes zu sein scheint, oder der doch, wenn auch ein Rest des letzteren vorhanden ist, durchaus das Wesentliche der Zellkörper ausmacht. Dieser Kern, der kugelförmig oder etwas oval gestaltet ist, färbt sich auffallend leicht mit Carmin, während der etwa vorhandene Rest eines Zellleibes gar nicht oder sehr langsam etwas von diesem Farbstoff in sich aufnimmt. Entweder an die Peripherie des Kerns sich direct anlehnend, oder aber, wenn noch etwas von einem Zellleib vorhanden ist, aus diesem sich herausbildend gehen einige, meistens nicht allzu zahlreiche Fortsätze ab. Dieselben sind stets ausserordentlich zart und besitzen die entschiedenste Neigung, sich zu theilen, so dass sie sich zuletzt in viele sehr zarte Fäserchen verästeln können. (Die Figuren 1, 2 und 3 geben Abbildungen verschiedener Formen dieser Art.) Ihnen gegenüber stehen andere Zellen von festerer und derberer Consistenz, die zum Theil einen viel grösseren Umfang besitzen, zum Theil aber auch sehr klein sind. Der auffallendste Unterschied liegt darin, dass in dem gut entwickelten Zellleib, an dem sich (wenn das Material einem erwachsenen Geschöpf entnommen war) eine weit vorgeschrittene Verhornung constatiren lässt) gar kein Kern nachzuweisen ist oder nur ganz undeutlich ein solcher im Innern als dunkle nicht scharf abgegrenzte Masse erscheint. Das gewöhnliche ammoniakalische Carmin färbt unter günstigen Umständen diesen Zellleib sehr intensiv, während er durch die guten Kernfärbemittel nicht sichtbar gemacht werden kann. In Schnittpräparaten werden daher nach der Tinction mit letzteren Farbstoffen, so z. B. mit Alaun-Carmin die vorher erwähnten Kernzellen sehr deutlich, wäh-

rend die eben besprochenen unsichtbar oder doch wenigstens undeutlich bleiben. Gute Tinction mit Ammoniak-Carmin hebt beide hervor. Aus dem Zellleib der letzteren Zellen gehen verhältnissmässig starke und sehr zahlreiche Ausläufer hervor, welche etwas geringere Neigung zur Theilung zeigen als die der vorigen; doch verästeln sie sich vielfach auch in reicher Weise. (Die Figuren 4, 5, 6 und 7 sind Proben dieser zweiten Form.)

Uebergangsformen sind in der medulla überall zu sehen und man wird bei eingehender Untersuchung immerhin eine Anzahl von Zellen finden, welche weder der einen noch der anderen Gruppe anzugehören scheinen. Im Allgemeinen aber lassen sich doch alle Stützzellen des Markes in jenen unterbringen und wenn auch das Verhältniss zwischen Kern und Zellleib etwas schwankt, so überwiegt doch entweder der erstere so sehr, dass der letztere mehr nebensächlich erscheint, besonders da er sich in diesem Falle nicht gut färbt oder es ist genau das Umgekehrte der Fall. Mit dem besser entwickelten Zellleib sind auch stets derbere und kräftigere Fortsätze verbunden.

Ich erwähnte schon kurz, dass diese geschilderten Verhältnisse mit der mehr oder minder fortgeschrittenen Verhornung im Zusammenhang stehen. Diese Umwandlung der Substanz der Stützzellen und ihrer Fortsätze in Keratin ist nun eine der wichtigsten Vorgänge in den nervösen Centralorganen. Natürlich nimmt nur der geformte Theil der Stützsubstanz an ihr Theil, die Grundsubstanz bleibt unverwandelt. Sie behält auch bei alten Individuen die zäh-weiche aber elastische Consistenz, von der oben die Rede war. Anders die Zellen. Auch sie sind im embryonalen Entwickelungsstadium aus weicher Protoplasma-Substanz gebildet, Zellkörper sowohl wie Fortsätze. Es lässt sich constatiren, dass die schon vorhandenen Ausläufer, ein ziemlich entwickeltes Netzwerk von Gliafasern, zuerst keine Hornsubstanz enthalten. Dann aber beim wachsenden Geschöpf, Mensch ebenso wie Thier, tritt die Umwandlung der Eiweisssubstanz in Keratin ein, die Zellen und ihre Ausläufer verhornen. Leider ist es aber nun nicht möglich, mit den jetzt zu Gebote stehenden Hülfsmitteln die Zeit des Beginnes dieses Processes zu erkennen. Die ersten Anfänge der Verhornung lassen sich durchaus nicht nachweisen, ebensowenig ist es leider möglich, kleine Unterschiede in der Stärke derselben zu constatiren. Der Nachweis des gebildeten Keratins beruht hauptsächlich auf

der von Kühne eingeführten Verdauungsmethode. Ewald und Kühne[1]) haben zuerst gefunden, dass in der grauen Substanz des Centralnervensystems, ebenso wie in der Retina und auch in dem Mark der weissen Nervenfasern eine in Form feiner Fasernetze vorkommende Substanz existirt, welche der Pepsin- und Trypsin-Verdauung widerstehen und sich gegen concentrirte Schwefelsäure und 10 procentige Natronlauge äusserst resistent zeigen. Weitere Untersuchungen haben ihnen den Nachweis geliefert, dass diese Fasernetze aus Hornsubstanz bestehen. Sie benannten es speciell als Neurokeratin. Von verhornten Zellen wussten sie nichts. Es ist nun in der That nicht allzu schwer mittels der Verdauungsmethode die gut ausgesprochene Verhornung zu erkennen; es lassen sich auch, besonders wenn man das Resultat mit demjenigen anderer Methoden, so der Behandlung mit Säuren und Alkalien und der Tinction vergleicht, gröbere quantitative Unterschiede deutlich machen. Aber die feineren, wahrscheinlich überall vorhandenen Differenzen in dem Grade der Verhornung der Elemente, sowie die schwachen ersten Anfänge derselben sind nicht nachzuweisen. Wenn ich daher im Folgenden von der stärkeren oder geringeren Verhornung rede, so bezieht sich diese Angabe nur auf gröbere und stark ausgesprochene Unterschiede, die ich durch die verschiedenen eben erwähnten Methoden zu constatiren vermochte. Ich spreche auch in der Folge mehrfach von dem mehr oder weniger stark verhornten Aussehen. Es ist dies allerdings ein Ausdruck, der mit Vorsicht und in grosser Beschränkung zu gebrauchen ist, da es besonders scharfe Kriterien des Grades der Verhornung nach dem Aussehen nicht giebt. Doch aber schärft sich, wenn man sich Jahre hindurch so intim mit einem Gewebe beschäftigt wie ich mit der Neuroglia, der Blick für wenig stark ausgesprochene Eigenthümlichkeiten, welche sich nicht mit Worten schildern lassen und welche auch gewiss von Andern nicht sofort erkannt werden würden. Bei fortschreitender Verhornung bekommen die Zellen etwas Derberes; dabei aber werden sie durchsichtiger und homogener; in den Schnittpräparaten zeigen sie sich deutlicher, ihre Contouren treten schärfer hervor. Freilich

---

1) Ueber einen neuen Bestandtheil des Nervensystems von A. Ewald und W. Kühne. Verhandlungen d. Naturhistorisch-medicinischen Vereins zu Heidelberg. Neue Folge. 1. Bd. 1877.

kann dies nur als allgemeine Regel gelten und möchte ich nicht jede Stützzelle, welche ein solches Aussehen nicht zeigt, durchaus von vornherein als weniger verhornt hinstellen. Im Grossen und Ganzen aber betrachte ich Gliazellen, deren Zellleib durch Einlagerung zahlreicher kleiner Granula ausgezeichnet ist, und die dadurch trüber und gegen die Umgebung weniger scharf differenzirt sind, als nicht so stark verhornt wie die glänzenden, glashellen Gebilde. Diese letzteren färben sich auch mit ammoniakalischem Carmin intensiver als die ersteren. Ich habe das überall in dem Centralnervensystem und sowohl in Schnitt- wie auch in den Isolirungs-Präparaten constatiren können. Je weiter die Verhornung fortgeschritten ist, desto besser und kräftiger die Färbung. Doch kommen Ausnahmen von dieser Regel vor, und dann hängt diese Färbung natürlich auch von der Vorbehandlung des Materials und von der Ausführung der Tinction ab.

Sehr bemerkenswerth ist nun das genauere Verhalten des Kerns bei der Verhornung vieler Stützzellen. Derselbe wird vielleicht zu gleicher Zeit mit dem Eintreten der Umwandlung des Zellprotoplasmas in Hornsubstanz allmählich immer kleiner und dürftiger, verliert seine regelmässige runde oder ovale Form und nimmt eine unregelmässig längliche Gestalt an.

Dabei betheiligt sich nun auch er an der Umwandlung in Keratin. Hierdurch verschwindet also die bisherige Differenz zwischen Kern und Zellleib, sie bestehen beide aus derselben Substanz. Es gelingt darum nicht mehr, durch Ammoniak-Carmin und ähnliche Tinctionsmittel die Kerne in den Zellkörpern hervorzuheben; die Zellen erscheinen ganz kernlos. Doch aber sind sie es nicht, denn die besten Kernfärbemittel, wie Alaun-Carmin und andere vermögen ihn doch noch als verhältnissmässig kleinen verkrüppelten Körper zu differenziren. Dann aber, wenn die Verhornung einen noch höheren Grad erreicht, geht der Kern offenbar ganz in dem Zellleib auf. Wenigstens findet man sowohl im Rückenmark wie auch im Gehirn und in der weissen sowohl wie in der grauen Substanz grosse und kleine Stützzellen, in denen man auch durch die besten Kerntinctionsmittel keinen Kern mehr sichtbar machen kann. Bei einem sorgfältigen Studium solcher Schnitte, welche mit Ammoniak-Carmin und hinterher noch mit Alaun-Carmin tingirt sind, kann man wohl alle möglichen Uebergangsstadien dieses Kern-Schwundes erkennen. Man findet viel-

leicht nebeneinander Zellen mit einem schön ausgebildeten runden Kern in einem grossen Zellleib; dann solche in denen der Kern noch deutlich aber kleiner ist; ferner solche, in denen der kleine Kern in der verschiedensten Weise undeutlich ist, so dass Zellen vorkommen, in denen er grade noch als verschwimmender, dunkler, gefärbter Fleck sich offenbart; und endlich solche Zellen, die in ganz gleichmässiger Weise gefärbt gar keinen Rest eines Kerns erkennen lassen. Nach sehr vielen Versuchen bin ich nun zu der Ueberzeugung gekommen, dass diejenigen Zellen, deren Kern verschwunden ist, eine grössere Widerstandsfähigkeit gegen Säuren und Alkalien besitzen, als diejenigen mit einem kleinen Kern, diese aber in dieser Hinsicht noch weit die mit einem regelmässigen, grossen Kern versehenen übertreffen. Schon bei den gewöhnlichen Macerationsmethoden kann man, wenn man genau vergleicht, einen deutlichen Unterschied in der Widerstandsfähigkeit dieser Gliazellen erkennen. Lässt man z. B. Rückenmarksstückchen bei warmer Temparatur (15—20^{0}) längere Zeit hindurch 4—10 Tage, in sehr verdünnter Lösung von Ammonium bichromicum maceriren und versucht dann von Zeit zu Zeit Zupfpräparate zu machen, so wird man zu einem Punkt gelangen, wo die weniger haltbaren Zellen nicht mehr ganz und unzerbrochen zu isoliren sind, während die besser Widerstand leistenden Zellen noch mit den Nadeln herausgezerrt werden können. Und wenn man sich dieser Untersuchungsmethode in sehr vorsichtiger und möglichst exacter Weise bedient, kann man mittelst ihrer mehrere verschiedene Grade der Widerstandsfähigkeit der Stützzellen gegen solche Macerationsmittel constatiren. Dieselben stimmen ungefähr mit den Stadien des Kernschwundes überein. Ebenso auch kann man bei äusserst vorsichtiger Behandlung gut isolirter und möglichst frischer Gliazellen mit caustischen Alkalien oder mit Säuren ähnliche Grade der Widerstandsfähigkeit gegen diese feststellen, die auch wieder den Stadien des Kernschwundes entsprechen. Dass die kleinen Kerne der grossen Gliazellen einer Rückbildung unterworfen sind, ergiebt sich meiner Ansicht nach auch daraus, dass man in ihnen selbst bei günstigen Färbungen keine Differenzirungen findet, während die grossen, schön ausgebildeten Kerne der kleinen, zarten Gliazellen in gut tingirten Präparaten die schönsten und äusserst deutlichen, aus regelmässigem Netzwerk bestehenden Kernfiguren aufweisen.

Ich erwähnte schon, dass Ewald und Kühne in ihrer Arbeit nur von verhornten Fasern sprechen, wir sahen aber soeben, dass die Zellen der Stützsubstanz, wenigstens diejenigen, welche einen verhältnissmässig grossen Zellleib besitzen, ebenfalls verhornt sind. Sie bleiben bei der Verdauung kleiner Stückchen weisser oder grauer Substanz aus allen Partieen der Centralorgane durch Pepsin und Trypsin mit den Fasern zusammen übrig. Man kann sie noch tingiren und so deutlich machen. Die meisten von ihnen sind im Zusammenhang mit ihren Fortsätzen eben dem Horngerüst Ewald-Kühne's geblieben. Verschiedene Beobachtungen haben mich zu der Ansicht gebracht, dass hinsichtlich der Stärke der Verhornung zwischen den Fortsätzen und den Zellkörpern ein gewisser Unterschied besteht, dass die ersteren, besonders so lange die Umwandlung in Keratin im Zunehmen ist, etwas stärker verhornt und demgemäss etwas widerstandsfähiger sind. Der Unterschied könnte aber jedenfalls nicht gross sein, da es mir trotz mehrfachen Bemühens nicht gelungen ist, ihn wirklich nachzuweisen.

Anders ist das Verhalten der zarten Gliazellen, deren Körper fast ganz allein aus dem unverhältnissmässig grossen Kern besteht, und bei denen die feinen Ausläufer sich entweder direct an diesen anzulehnen scheinen oder aber von einem schmalen zart ausschauenden und in der That wenig widerstandsfähigen Zellleib ausgehen. Werden sie der Verdauung unterworfen, so scheint sich bei weitem in der Mehrzahl der Fälle der letztere aufzulösen, da man die Kerne isolirt in der Flüssigkeit, in dem Gewebe aber statt ihrer Löcher findet. Sucht man so behandelte Stückchen grauer Substanz zu zerzupfen, so gelingt es fast niemals, die eben erwähnten Zellen im Zusammenhang zu isoliren; man erhält nur einzelne Fortsätze und losgelöste Kerne. Ausnahmen sind selten und könnten vielleicht auf eine ungenügende Verdauung geschoben werden. Dagegen verdienen andere interessante, allerdings auch ziemlich seltene Befunde der Erwähnung. Bei sehr vorsichtigem Auseinanderbreiten kleiner Partikelchen grauer, der Verdauung unterworfenen Substanz erhält man hier und da einmal Gebilde, welche kernlose Gliazellen der letzterwähnten Form zu sein scheinen. Strahlenförmig angeordnete Fasern nämlich, welche durchaus den zarteren Gliafortsätzen gleichen, gruppiren sich, offenbar mit einander verklebt, um eine grosse rundliche Oeffnung. Manchmal erkennt man einen sehr feinen, schmalen centralen Saum, welcher

kranzartig die Strahlen verbindet. Es sieht also so aus, als ob die geringen, vielfach kaum noch oder gar nicht mehr erkennbaren Reste des Zellleibes bei dieser Form der Stützzellen nicht verhörnen und daher bei der Verdauung aufgelöst werden. Die reichlich verästelten Fortsätze dagegen bestehen aus unverdaulicher Hornsubstanz, ja in einzelnen Fällen würde auch, wie aus den eben geschilderten Befunden zu schliessen ist, die äussere Partie des Zellleibes, von dem die Ausläufer abgehen, verhornen, während die den Kern umlagernde unverhornt bleibt. Die Kerne selber scheinen sich ebenfalls nicht in Keratin umzuwandeln. Der Verdauung widerstehen sie zwar, wie alle Kerne doch fand ich sie nach Behandlung mit verdünnten Alkalien gelöst. Sie würden also in dieser Hinsicht den verkrüppelten und verhornten Kernen der andern Form der Stützzellen gegenüber stehen. Ich erwähne endlich noch, dass der später noch näher zu besprechende nicht ganz seltene Befund der Kerntheilung in den zarten Gliazellen darauf hinweist, dass nicht alle Zellen dieser Art zu gleicher Zeit verhornen. Freilich ist es mir nie gelungen, Theilungen der ganzen Zelle zu finden, ich sah sie stets nur an den Kernen, so dass zwei oder drei derselben von einem gemeinsamen Strahlenkranz von Fortsätzen umgeben war. Man muss also entweder annehmen, dass sich die nicht verhornten Kerne in der verhornten Peripherie allein theilen können[1]), oder aber, dass sich die ganzen Zellen theilen, und erst später nach diesem Vorgang verhornen. Eine Entscheidung in dieser Frage soll hier nicht gegeben werden. Die ganze Deutung, ich muss dies hinzusetzen, der eben geschilderten Befunde und Resultate der Verdauungsmethode ist vorläufig mit Vorsicht aufzunehmen, obgleich ich nur das möglichst Sichere angeführt habe. Als histologische Untersuchungsmethode bietet die Verdauung grade für das Centralnervensystem grosse Schwierigkeiten dar. Könnte man ihr sehr feine Schnitte des in gewöhn-

1) Dass die Fortsätze allein verhornen können, während die Zellkörper andauernd aus lebendem weichem Protoplasma bestehen, beweisen die den Centralkanal umgebenden Epithelien, welche, wie wir noch näher sehen werden, ebenfalls Gliazellen sind, die für den besondern Zweck eine besondere Form angenommen haben. Sie senden in die Substanz des Markes längere oder kürzere Fortsätze, welche ohne Zweifel verhornen, während sie selber in der Mehrzahl der Fälle ihr weiches Zellprotoplasma, das an der freien Fläche zarte Flimmerhärchen trägt, unverändert behalten.

licher Weise erhärteten Materials unterwerfen, so würde man zu sehr viel klareren und bestimmteren Resultaten gelangen. So aber muss man sich mit der Behandlung der verhältnissmässig sehr dicken Schnitte der frischen Organe begnügen. Dieselben geben auch nach der Auflösung vieler Gewebselemente durch die Verdauung nur theilweise, z. B. in der weissen Substanz, klare Uebersichtsbilder. Man muss das Detail durch Zerzupfen des Materials zu erforschen suchen und hierbei muss man naturgemäss auf die Klarstellung mancher Verhältnisse verzichten. Obige Schilderung jedoch, die mit grosser Vorsicht einer reichen Fülle von Thatsachen und Befunden entnommen wurde, ist der Hauptsache nach ohne jeden Zweifel richtig, dürfte aber auch in den einzelnen Details mit grosser Sicherheit als der Wirklichkeit entsprechend betrachtet werden. Dass es mir nicht gelang, den zeitlichen Beginn der Verhornung mittelst der Verdauungsmethode zu erkennen, erwähnte ich schon kurz. Das den Embryonen entnommene Centralnervensystem verdaut sich leicht und ganz; auch in den ersten Wochen nach der Geburt, wo die Glianetzwerke schon ganz vollkommen ausgebildet sind, kann Hornsubstanz nicht nachgewiesen werden. (Ich musste mich bei diesen Untersuchungen auf verschiedene Thierarten beschränken. Für die Erforschung der Verhältnisse beim Menschen fehlte mir das Material.) Bei Kaninchen fand ich dann schon in den ersten Monaten die durch Umwandlung in Hornsubstanz bedingte Widerstandsfähigkeit der Neuroglia gegen die verdauende Kraft des Pepsin und Trypsin. Aber ich konnte, wie schon gesagt wurde, weder bei Kaninchen noch bei anderen Thieren die Anfänge dieser Umwandlung herausfinden. Es ist doch sehr wahrscheinlich, dass die Verhornung ganz allmählich zu Stande kommt. Manche Befunde haben sogar in mir den Glauben entstehen lassen, dass z. B. beim Kaninchen die Hornbildung in der Glia um die Geburt herum beginnt und langsam fortschreitet, bis das Thier ganz erwachsen ist. Aber es fehlt mir durchaus an exacten Beweisen für diese Annahme. Doch habe ich die diesbezüglichen Untersuchungen noch nicht abgeschlossen und hoffe noch zu besseren und sicheren Resultaten, zumal durch Verfeinerung der Verdauungsmethode zu gelangen.

Ewald und Kühne haben die hornige Substanz, aus welcher die Neuroglia besteht, das Neurokeratin, in grösseren Quantitäten rein dargestellt und einer weiteren chemischen Untersuchung unter-

zogen. Es betrug mindestens 15—20% vom Gewicht des trocknen mit Alkohol und Aether erschöpften Gehirnpulvers. Chemisch ist es durchaus den übrigen Hornsubstanzen des thierischen Körpers an die Seite zu stellen, hat aber doch auch wiederum seine Eigenthümlichkeiten. Da diese chemische Beschaffenheit der Stützsubstanz für das Verständniss derselben von Interesse ist, führe ich hier die näheren Angaben der erwähnten Autoren [1]) an. Sie vergleichen das Neurokeratin mit dem Keratin der Epidermis und sagen: „Uebereinstimmung herrscht hinsichtlich der Unverdaulichkeit, der Unlöslichkeit in kalter Schwefelsäure und Kalilauge, im hohen Schwefelgehalte, sowie in der Beimengung schwefelhaltiger, leicht zersetzbarer Substanzen, auch in den für Eiweissstoffe gemeinsamen Reactionen. Das Neurokeratin ist aber viel schwerer löslich in kochender, starker Kalilauge, als in gleicher Weise extrahirtes und ausgedautes geraspeltes Rinderhorn und es giebt selbst bei 150° nur sehr wenig an Eisessig ab. Ferner giebt die Lösung in heissem Aetzkali viel mehr Neutralisationsfällung als die des Horns.“

„Nach 5stündigem Kochen von 1 Th. Neurokeratin mit 10 Th. verdünnter SH_2O_4 (1 Th. Säure auf 1,5 Th. H_2O) bleibt etwa $^1/_5$ ungelöst, während Horn dabei ganz zergeht. Das Gelöste liefert aber, wie beim Horn, beträchtlich mehr Tyrosin und weniger Leucin, als die Eiweissstoffe. Unter Behandlungen, welche aus Chitin Zucker bilden, wird aus Neurokeratin kein reducirender Körper erhalten.“

„Unsere Substanz verbreitet erhitzt den Geruch nach angebranntem Horn, schmilzt, brennt mit leuchtender Flamme, hinterlässt 1,6% Asche, enthält Stickstoff und 2,93% Schwefel.“

Bleiben wir nun vorläufig noch bei der Stützsubstanz des Rückenmarks und des verlängerten Markes stehen und sehen uns die oben in Bezug auf ihre Form und ihre sonstigen Verhältnisse nur ganz kurz skizzirten Zellen etwas näher an. Haben wir sie gut verstanden, so kann es uns nicht schwer werden, auch die Glia-Verhältnisse des Gehirns zu verstehen. Wir müssen an dem oben betonten Unterschied der Zellen festhalten und die beiden Formen, zwischen denen es allerdings viele Uebergänge giebt, besonders betrachten. Zunächst also sprachen wir von zarteren

---

1) l. c. p. 463 ff.

Gliazellen mit grossen rundlichen Kernen und feinen sich reichlich verästelnden Fortsätzen. In der Mehrzahl der Fälle ist der Kern wirklich eine regelmässige, schöne Kugel, häufig aber auch ist er oval gestaltet. Krause[1]) behauptet, die Kerne der Gliazellen seien stets oval und nur auf dem optischen Querschnitt rund erscheinend. Dass dies für unsere Zellen unrichtig ist, erkennt man leicht an den gänzlich isolirten und der Fortsätze beraubten Kernen, welche in Flüssigkeiten schwimmend sich nach allen Richtungen drehen und wenden können, ohne die runde Gestalt einzubüssen. Unter günstigen Umständen kann man in den Kernen sehr zierliche Netze mit verdickten Knotenpunkten erkennen. Die Kernkörperchen sind regelmässig vorhanden und sehr gross. Auffallend ist die grosse Widerstandsfähigkeit der Kerne gegen mechanische und chemische Eingriffe. Sie übertreffen in dieser Hinsicht nicht allein die Kerne der Nervenzellen sehr bedeutend, sondern auch die meisten Kerne anderer Gewebe, mit denen ich sie hierauf verglich. So z. B. lösten sie sich bei lang andauernder Behandlung mit den gewöhnlich angewandten Macerationsflüssigkeiten viel schwerer auf als die meisten andern Gewebselemente des centralen Nervensystems und sind bei dem endlichen Zerfall derselben diejenigen Gebilde, welche man noch am längsten unversehrt erhalten kann. Ebenso überdauern sie bei solcher Maceration die Kerne des reticulären Bindegewebes, z. B. aus der Milz oder den Lymphdrüsen, diejenigen der glatten Muskelfasern u. s. w. Auch gegen die Einwirkung von Säuren und Alkalien leisten sie länger Widerstand als die meisten andern Kerne. Dass sie mechanischen Eingriffen besonders schwer erliegen, schliesse ich daraus, dass es bei sehr intensivem Zerzupfen mit feinsten Nadeln fast niemals gelingt, einen zu zerreissen, während man oft die Kerne der Nervenzellen zerstört. Auch kann man durch starken Druck des Deckglases sie viel schwerer zerdrücken als andere Gewebselemente. In dieser Hinsicht auf die Widerstandsfähigkeit gegen chemische und mechanische Eingriffe kommen ihnen nur die derberen und ganz verhornten Gliazellen gleich, die sie in mancher Beziehung sogar übertreffen. Merkwürdig ist die grosse Verwandtschaft dieser Kerne zu ammoniakalischem Carmin, das ja sonst nicht zu den Kernfärbemitteln gehört. Sie ziehen, zumal in sehr verdünnten

---

1) l. c. p. 399.

Lösungen des Farbstoffes, denselben mit grösster Gier an sich und färben sich schneller mit ihm als alle andern Elemente des Centralnervensystems, auch als die Kerne der Nervenzellen. Grade durch diesen Umstand sind sie so vielfach in den Verdacht gekommen, freie, isolirte und mit nichts Anderm in Verbindung stehende Gebilde zu sein. Sie, intensiv gefärbt, heben sich überall in den Schnitten leuchtend hervor, während die zu ihnen gehörigen zarten und ungefärbten Fortsätze nicht erkannt werden. In dieser hervorragenden Tinctionsfähigkeit mit Ammoniak-Carmin beruht ein sehr wesentlicher Gegensatz gegen die mehr oder minder verkrüppelten Kerne der andern Form der Gliazellen, da sie sich nur sehr schwer mit diesem Farbstoff tingiren und jedenfalls nicht stärker als der umgebende Zellleib. Ich komme hierauf noch einmal zurück.

Vielfach sind nun diese Kerne von einem zarten an Masse geringfügigen Zellleib umgeben, andere aber, und ihre Zahl ist vielleicht grösser, besitzen einen solchen nicht. Aber auch, wenn vorhanden, erscheint der Zellleib unbedeutend und gering dem Kern gegenüber, selbst wenn er, was nicht häufig ist, ihn an Grösse übertreffen sollte. Er hat eben etwas ungemein Zartes und Unscheinbares, ist vollkommen durchsichtig, enthält selten kleine Gewebe und färbt sich ausserordentlich schwer mit Carmin und andern Tinctionsmitteln. Es ist gleichgültig, ob man Schnitte durch das erhärtete Mark oder isolirte Zellen der Tinction mit Ammoniak-Carmin unterwirft, diese Zellkörper bleiben entweder ganz ungefärbt oder nehmen höchstens einen blass-rosa Schein an, während die von ihnen umhüllten Kerne intensiv roth gefärbt sind. Offenbar hat der Zellleib eine sehr geringe Widerstandskraft gegen Reagentien, da er sehr schnell zerfällt und schon lange aufgelöst ist, wenn der Kern sich noch gar nicht verändert zeigt. Dass diese Umhüllungen des Kerns nicht oder wenigstens in ihrem grössten Theil nicht verhornen, habe ich schon erwähnt.

Ist der Zellleib etwas stärker entwickelt, so liegt der Kern gewöhnlich nicht in der Mitte, sondern in einer Ecke wie in Fig. 2. Andererseits bei einer starken Reduction des Zellleibes kann derselbe wie ein kleiner Anhang an dem Kern kleben. Natürlich gehen die Fortsätze dann allein von diesem Anhang ab. In andern Fällen aber wieder umgiebt der ungemein stark geschwundene Zellleib den Kern in ganz regelmässiger Weise und in gleich dicker

Schicht; er bildet also eine diesen umschliessende Hohlkugel, von der dann die Fortsätze nach allen Seiten hin in gleich starker Weise ausgehen. Die Wandung dieser Hohlkugel kann so dünn sein, dass man ihr Vorhandensein nur im optischen Querschnitt an der doppelten Contour des Kerns erkennt. Dann aber, sobald nur eine Spur eines Zellleibes vorhanden ist, pflegen die Ausläufer mit einer kleinen dreieckigen Basis zu beginnen; sie entstehen nicht plötzlich aus dem Zellleib, sondern dieser geht in sie sich allmählich verschmälernd über, wie das so schön bei den Nervenzellen zu sehen ist. Ganz anders natürlich ist dies Verhältniss, wenn gar kein erkennbarer Zellleib mehr vorhanden ist. Dann müssen die Fortsätze ganz unvermittelt und ohne jeden Uebergang entstehen; sie lehnen sich so direct an den Kern an, dass es aussieht, sie kämen aus ihm heraus. Die in den Figuren 1 und 3 einerseits und in der Figur 2 andererseits abgebildeten Zellen machen diesen Unterschied wohl ohne Weiteres klar.

Die Fortsätze dieser ersten Form der Gliazellen sind hinsichtlich der Zahl, der Stärke, der Länge und der Gestalt sehr verschieden, stets aber sind sie verhältnissmässig feine Fäden von ausserordentlicher Länge, welche eine grosse Neigung zur Theilung zeigen. Was zunächst die Zahl angeht, so isolirt man Kerne mit sehr wenigen Ausläufern, vielleicht 3 oder 4. Doch wird man in diesen Fällen bedenken müssen, dass immerhin einige bei der Präparation verloren gegangen sein können. Doch lassen auch die Schnittpräparate vermuthen, dass von manchen Kernen, die gewöhnlich auch recht klein sind, nur 2—4 Fortsätze ausgehen. Diese sind dann sehr zarte und feine Fädchen von kaum messbarer Dicke (Fig. 1 b). Andererseits können die Ausläufer sehr zahlreich werden, ohne freilich die bei der andern Form der Gliazellen mögliche Zahl zu erreichen. Ich zählte bei den stattlichsten hierher gehörigen Zellen etwa 25 derselben. Ebenso verschieden wie die Anzahl der Fortsätze ist auch ihre Länge, da einige sich bald nach ihrem Entstehen verästeln und mit den von Nachbarzellen abstammenden Fasern verbinden, andere zuvor eine weite Strecke hindurch laufen, ehe sie sich in die Endäste auflösen. Zwar erreichen sie niemals die bedeutende Länge, welche die Ausläufer der andern Zellform der Stützsubstanz auszeichnen können, aber doch sind es häufig sehr lange Fasern. Ja, wenn man diese Gliazellen bisher nur in Schnittpräparaten studirt hatte

und nun die gut isolirten Zellen anschaut, muss man ausserordentlich über die Länge ihrer Fortsätze erstaunt sein, da bei dem dichten Aneinanderliegen der Zellen im Schnitt zur Verbindung unter einander und zur Bildung eines Netzwerkes nur kurze Ausläufer nöthig erscheinen. Die Zellen aber senden ihre Fortsätze nicht immer gleich zur nächst gelegenen Nachbarin, sondern häufig weit über diese hinaus in eine fernere Gegend, damit sie sich dort erst verästeln und mit andern Fasern verbinden. Die Stärke der Ausläufer hängt zum Theil von ihrer Länge ab, indem die längeren gewöhnlich — aber durchaus nicht immer — auch die stärkeren sind, zum Theil von der Grösse des Kerns — alle aber sind im Vergleich mit den Fortsätzen der anderen Form sehr schmal und zart. Sie sind auch, wie der etwa vorhandene Zellleib durchsichtig und klar, enthalten keine Körnchen oder Granula im Innern, keine Varicositäten, Knoten oder Verdickungen aussen. Wo das letztere behauptet wird, wie z. B. bei Krause[1]), da ist dieser Irrthum wohl durch die Präparation entstanden, da sich leicht kleine Partikelchen aussen an die Fasern anlegen und Verdickungen vortäuschen können.

Ueber die Theilung der Fortsätze wurde schon früher ausführlich gesprochen. Grade die Ausläufer dieser Form pflegen sich auf das Reichhaltigste zu verästeln und so zur Bildung der allerfeinsten, nicht mehr messbaren Fäserchen Veranlassung zu geben. Wie aber schon weiter oben hervorgehoben wurde, ist es nicht gut möglich eine solche Zelle mit allen ihren feinsten Ausläufern vollständig zu isoliren, da die zarten Enden um so eher abreissen oder abbrechen, da sie nicht nur mit den stärkeren Ausläufern dieser Zelle, sondern auch mit denen anderer benachbarter Zellen verbunden sind. Ein Bild, wie die Figur 1a uns bietet, gehört zu den grössten Seltenheiten und ist auch nicht einer vollkommen isolirten Zelle entnommen, sondern aus einem grösseren

1) l. c. p. 398. In den Zupfpräparaten findet man häufig kleine Detrituspartikelchen den Fortsätzen anliegen und in den Schnitten kommt dadurch ein ähnliches Bild zu Stande, dass unmittelbar neben den horizontal im Bilde verlaufenden Fasern, und ihnen innig angeschmiegt, nach andern Richtungen laufende Fortsätze gelagert sind. Sie zeigen sich natürlich im Querschnitt als Punkte und können den im Schnitt längs verlaufenden Fasern so dicht anliegen, dass sie wohl für Varicositäten derselben gehalten werden können.

Zusammenhang herausgeschnitten, da die feineren Fortsätze mehrfach in das allgemeine Netzwerk der Stützsubstanz übergehen, in dem sie dann nicht weiter zu verfolgen sind. Wir erkennen hieraus die Art und Weise, wie die Ausläufer dieser Gliazellen meistens endigen. Die letzten Endreiser verbinden sich, ohne dass sich eine Grenze finden liesse, mit eben solchen aus ähnlichen Zellen hervorgegangenen Fäserchen. Ob sie sich zuweilen nur aneinander legen und so mit einander verkleben, ist schwer zu entscheiden. Jedenfalls würde diese Art der Endigung und der Bildung des Stützgeflechtes die seltenere, die erstere die bei Weitem gewöhnlichere sein. In dieser Weise entsteht ein feines Netzwerk mit den Kernen in den Knotenpunkten. Die Lücken werden, wie ich noch später näher schildern will, von den nervösen Elementen oder auch einfach durch Grundsubstanz ausgefüllt. In den Schnitten, auch in den feinsten, ist es sehr schwer, das Netzwerk in grösserer Ausdehnung deutlich zu machen, während dies an einzelnen besonders günstigen Stellen recht gut gelingt. In Isolationspräparaten aber erhält man wohl hier und da einmal, freilich mehr zufällig als durch besondere Manipulationen feine Fasernetze mit sehr engen Maschen und mit den runden oder ovalen Kernen in den Knotenpunkten. Hier gelingt es dann nicht mehr, die Grenzen der einzelnen Zellen festzustellen; man kann durchaus nicht erkennen, ob bestimmte Fasern diesem oder jenem Kern zugehören. Dieser fällt auch wohl, zumal wenn gar keine Spur eines Zellleibes ihn mit den Fortsätzen verbindet, aus dem Netzwerk aus, ein rundliches Loch in ihm zurücklassend, und liegt nun isolirt als „freies Korn“ im Präparat herum.

In der Zelle Fig. 3 liegen drei Kerne dichtgedrängt nebeneinander, und gehen die Fortsätze von ihnen als gemeinsamem Mittelpunkt gleichmässig nach allen Richtungen hin. Es entspricht dies Bild durchaus einem häufigen Vorkommniss. Man findet nicht nur bei ganz jungen Individuen, sondern auch bei Erwachsenen sehr häufig Gliazellen der beschriebenen Art, welche Theilungsvorgänge in den allerverschiedensten Stadien zeigen. Zellen mit zwei Kernen sieht man gar nicht selten, auch mit dreien, ja hier und da kommen noch vier Kerne vereint vor. Dabei lassen sich die verschiedensten Momente der Trennung beobachten, von der leichten Einschnürung bis zur vollständigsten Loslösung. Das Verhalten der Kernfiguren habe ich bei dieser Theilung nicht

besonders untersucht; bei niedern Wirbelthieren, z. B. bei Haifischen wird man bei Anwendung geeigneter Methoden gewiss nach dieser Hinsicht schöne Bilder erhalten, da bei ihnen die Kerne der Gliazellen sehr scharf gezeichnete Figuren aufweisen. Sagte ich eben, dass diese Theilungsvorgänge bei Geschöpfen von verschiedenem Alter zu beobachten sind, so muss ich nun doch hinzufügen, dass sie ganz besonders bei wachsenden und bei jungen Individuen, später aber etwas weniger gefunden werden.

Was die locale Verbreitung dieser Zellen und ihre Verwendung betrifft, so will ich hier nur kurz andeuten — es wird später genauer von diesen Dingen die Rede sein — dass sie ganz besonders in der grauen Substanz und viel weniger in der weissen vorkommen. Denken wir an die extremen Formen, bei denen von einem Zellleib gar nichts mehr zu sehen ist, so müssen wir diese in der That auf die graue Substanz beschränken, da zwischen den Nervenfasern der weissen Substanz nur Uebergangsformen vorkommen. Jene sind nun aber durchaus nicht die einzigen Gliazellen in den grauen Massen, sondern sie haben sich, wie wir das noch näher sehen werden, in der Aufgabe, ein Stützgerüst für die nervösen Elemente zu bilden, mit den anders gestalteten Gliazellen zu theilen. Ich werde weiter unten zeigen, dass sie besonders für die Umscheidung der Nervenzellen und ihrer Fortsätze, für die Bildung von Hüllen, diese zu umschliessen, verwandt werden.

Isolirt man nun aus der weissen Substanz der medulla spinalis oder oblongata, dann auch aus der Umhüllungsmasse des Ventrikels oder Centralkanals, oder aus der unter der Pia liegenden Hülle des ganzen Markes[1]) Gliazellen und sucht sich solche aus, wie in der Figur 5 eine dargestellt ist, so wird man beim Vergleich mit der eben beschriebenen Zellform leicht die Unterschiede erkennen, welche oben kurz zusammengestellt wurden. Der ungemein stark entwickelte Zellleib, das Fehlen des Kerns gibt der Zelle in Figur 5 ein ganz anderes Aussehen als den in den Figuren 2 und 3 dargestellten. Es ist aber wohl dabei zu

1) Ich werde nachher noch zu zeigen haben, dass diese zweite Form der Gliazellen auch in der grauen Substanz ein regelmässiges Gerüst bilden und werde auf das Verhältniss der beiden Sorten in derselben näher eingehen. Ganz besonders charakteristische und sehr schön ausgebildete grosse Stützzellen dieser kernarmen Form sind in bestimmten bisher wenig bekannten Glia-Anhäufungen in der medulla oblongata, am Boden des 4. Ventrikels zu finden.

bemerken, dass hier eine möglichst von der vorigen Form verschiedene Zelle gewählt wurde und dass es zwischen diesen Extremen Uebergänge aller Art in dem Rückenmark und der medulla oblongata gibt, so dass man zuweilen Zellen isolirt, von denen schwer zu sagen ist, welcher Form sie eigentlich zugerechnet werden sollen. Ferner hat man zu bedenken; dass diese Zelle einem mit Carmin-Ammoniak gefärbten Präparat entnommen wurde. Würde sie mit einem richtigen Kernfärbemittel, wie z. B. Alaun-Carmin tingirt sein, so könnte sich vielleicht im Innern des grossen Zellleibes ein nicht allzu bedeutender Kern differenzirt haben. Handelt es sich jedoch um ein von älteren Geschöpfen herstammendes Material, so wird man sehr häufig Gliazellen finden, in denen auch die Behandlung mit den energischsten Kernfärbemitteln einen Kern nicht deutlich machen könnte. Niemals aber, wenn ein solcher vorhanden ist, bildet er so sehr die Hauptmasse und die Hauptsache der Zelle wie in der vorher beschriebenen Form. Er tritt in den mit ammoniakalischem Carmin gefärbten Präparaten mehr oder minder zurück gegen die Substanz des Zellleibes, da er einmal hinsichtlich der Grösse im Verhältniss zu jenem nicht sonderlich auffällt, und dann auch besonders, weil er sich mit dem genannten Farbstoff nicht sehr intensiv und zumal nicht intensiver als der Zellleib färbt. Seine Verwandtschaft zu Ammoniak-Carmin ist ausserordentlich viel geringer als die der grossen Kerne der andern Gliazellform, ja auch viel geringer als der Kerne der Nervenzellen, während der Zellleib den Farbstoff bedeutend leichter aufnimmt als die geringen Reste eines Zellleibes, welche etwa den eben erwähnten grossen Kernen der Stützsubstanz anhaften. Eine bestimmte typische Form kommt den verkrüppelten Kernen unserer Zellen nicht zu, sie können die verschiedensten Formen besitzen und sind oft recht unregelmässig gestaltet, wie man das sonst bei Kernen nicht leicht wieder sieht. Kernkörperchen findet man selten in ihnen enthalten. Es soll aber hier doch noch einmal ausdrücklich hervorgehoben werden, dass man alle diese Verhältnisse bei den hierher gehörigen Zellen in einer graduell sehr verschiedenen Weise ausgesprochen findet, so dass, wie schon erwähnt wurde, ganz allmähliche Uebergänge zu der vorigen Form genugsam vorkommen. Je jünger auch das Thier ist, dem man das Material entnimmt, um so weniger ist die Verkrüppelung der Kerne zu beobachten. In Bezug auf den Zellleib wurde schon

die Möglichkeit, ihn mit Ammoniak-Carmin zu färben, betont; doch muss hinzugefügt werden, dass derselbe durchaus nicht etwa dem Protoplasma der Nervenzellen oder gar deren Kernen hinsichtlich der Fähigkeit, sich mit Carmin zu tingiren, gleicht, sondern recht sehr hinter ihnen zurücksteht. Das macerirte, zu zerzupfende Material ebenso wie die Schnitte müssen viel länger in der Carminlösung bleiben, um die Gliazellen zu färben, als zur Tinction der Nervenzellen. Genügt zu dem letzteren Zweck ein vierundzwanzigstündiges Verweilen der Schnitte in der ganz blass rosa-rothen Flüssigkeit, so muss man sie mindestens 48 Stunden oder gar 3 Tage hindurch in der gleichen Lösung lassen, um die Gliazellen der weissen Substanz zu färben. Und es scheint nur die allmähliche Einwirkung der ungemein verdünnten Lösung ein günstiges Resultat zu ergeben, während eine stärkere, dunklere Carminflüssigkeit nur in seltenen Fällen gute Färbungen jener Zellen erzielt. Alaun-Carmin und die meisten Anilinfarben, zumal alle Kernfärbemittel, Haematoxylin, Goldchlorid und Osmiumsäure wirken alle zusammen nicht auf diese Zellsubstanz. Etliche Anilinfarben aber, wie Saffranin, Bordeaux, Anilinblau und einige andere tingiren sie, keine jedoch so intensiv, wie sie in gleicher Stärke und bei gleicher Dauer auf die meisten andern Gewebe einwirken. Gewöhnlich und besonders in den Schnitten von erhärtetem Material zeigt sich der Zellleib glashell, ganz durchsichtig und homogen; keine Einlagerungen, Körnchen oder dergleichen trüben ihn. Zuweilen aber erscheint derselbe fein granulirt. Findet dies in Zellen statt, welche nach einer der gewöhnlichen Macerationsmethoden isolirt worden sind (wie es z. B. bei der Zelle in Figur 5 der Fall ist), so könnte man die feine Trübung wohl auf die Präparation, bei welcher der Zellleib offenbar etwas aufquillt, schieben. Man sieht aber das Gleiche auch wohl in guten Schnittpräparaten, so dass man annehmen muss, dass den Zellen unter besondern nicht näher bekannten Umständen solche feine Körnelung zukommt, während sie für gewöhnlich durchaus homogen und glashell sind. Im Uebrigen soll noch wiederholt werden, dass sie sehr widerstandsfähig gegen chemische und mechanische Einwirkungen sind. Ebenso muss man ihnen eine grosse Elastizität zuschreiben, obschon man dieselbe nicht direct beweisen kann. Da aber die weisse Substanz in grösseren Partieen eine sehr bemerkbare Elasticität besitzt, den markhaltigen Nervenfasern jedoch offenbar

jede Spur davon abgeht, so muss man sie auf Rechnung der Gliazellen und deren Ausläufer setzen. Diese letzteren nun gleichen in Hinsicht auf ihre Substanz vollkommen den Zellkörpern, von denen sie ausgehen. Es gehen diese ja auch vielfach ohne Grenze in jene über, indem sie an einer Stelle eine dreieckige Partie bilden, welche sich allmählich mehr und mehr zu einer Faser verjüngt. Andere Fortsätze freilich entspringen ohne eine solche Vermittelung ganz plötzlich. (Die Zelle in Figur 5 gibt eine Illustration beider Fälle.) Sie sind also auch homogen, ohne jede Einlagerung, ganz glashell und zeigen genau dieselben Eigenthümlichkeiten hinsichtlich der Tinction und des chemischen und mechanischen Verhaltens wie jene. Sie sind ganz scharf, glatt und ohne jede Varicosität.

Ueber die Verästelung der Fortsätze wurde schon oben im Allgemeinen gesprochen und verweise ich auf das dort Gesagte. Hinzuzufügen ist, dass im Grossen und Ganzen die Ausläufer dieser Gliazellen sich nicht in so reichhaltiger Weise verästeln wie diejenigen der vorher beschriebenen Form. Im Einzelnen aber hängt der Grad ihrer Verzweigung und die Art derselben ganz von den lokalen Verhältnissen und dem Zweck, den sie zu erfüllen haben, ab. In der weissen Substanz werden zur Umscheidung der markhaltigen Nervenfasern durch häufige Theilung sehr feine Reiserchen gebildet (wie z. B. Fig. 15 deutlich demonstrirt), während in den Gliamassen am Boden des vierten Ventrikels und um den Centralcanal herum, ebenso in der Umhüllung des ganzen Markes die Fortsätze der Gliazellen sich nicht so reichhaltig verästeln. Die durch Maceriren und Zerzupfen isolirten Zellen können uns kein ganz richtiges Bild von der wirklich vorhandenen Verzweigung geben, da ganz unzweifelhaft, wie das ja oben schon erwähnt wurde, viele oder gar die meisten feinen Reiser abbrechen müssen, wenn wir die Zelle aus ihrer Umgebung herausreissen und von ihren Verbindungen isoliren; denn diese feinen Fäden sind es ja, welche sie mit den gleichen Elementen der Nachbarschaft zusammenheften. An einer Stelle müssen sie durchreissen, um ihrer Zelle die Freiheit zu geben und diese Stelle scheint ganz besonders häufig ihr Ausgangspunkt von den stärkeren Fortsätzen zu sein. Bei der Betrachtung der abgebildeten Zellen Fig. 4, 5 und 6 hat man sich gewiss eine Anzahl der Ausläufer mit zahlreichen feineren sich weiter verästelnden Zweigen besetzt, vorzustellen, um das der Wirklichkeit entsprechende Bild

derselben zu erhalten. Ich sage einer Anzahl der Ausläufer. Denn viele verlaufen ganz sicher ohne besondere Verästelung, ja oftmals ohne sich ein einziges Mal zu theilen, eine kürzere oder längere Strecke, um sich dann mit einer andern Faser zu verbinden oder sich direct in eine andere Zelle einzusenken. Solche Fortsätze verjüngen sich wenig oder gar nicht, sondern enden in der Stärke, in welcher sie aus ihrer Zelle entsprangen. So werden gewiss die meisten Ausläufer der in Fig. 7 dargestellten Zelle, welche der substantia gelatinosa Rolandi entnommen wurde und die für eine Sorte der dort vorkommenden Gliazellen geradezu typisch geworden ist, wenig verletzt sein und werden im Zusammenhang mit den benachbarten Elementen nicht viel mehr Theilfasern besessen haben. Sehr ähnlich sehen auch die Fortsätze der Zellen der äusseren Glia-Umhüllung des Rückenmarks aus, wie auch diese Zellen im Ganzen der dargestellten so ähnlich sind, dass dieselbe geradezu als Muster für sie gelten kann. Aber auch eine Anzahl der Ausläufer der grossen Zelle in Fig. 5 ist gewiss unverletzt und hat in der dargestellten Form ohne weitere Theiläste abzugeben, ihr Ende gefunden. Eine ganz besondere Art sich nicht theilender Fortsätze kommt nur einigen Zellen zu, und zwar, wenn auch nicht ausschliesslich, solchen, die in der weissen Substanz in longitudinalen parallel mit der Längsaxe des Markes angeordneten Reihen liegen. Es soll weiter unten über die Anordnung und Bedeutung dieser höchst eigenthümlichen Fasern gesprochen werden. Hier genüge Folgendes: Man findet in Isolationspräparaten hier und da Zellen, welche ausser den gewöhnlichen eben beschriebenen Ausläufern einem ungemein starken Fortsatz Ursprung geben, welcher ohne sich je zu theilen, in wellenförmigen oder gar spiraligen Windungen eine verhältnissmässig nicht sehr lange Strecke verläuft, um dann wie abgerissen zu enden. Er sieht besonders durchsichtig und glasartig, dabei sehr fest und derb aus. Besonders glückliche Zufälle beim Zerzupfen, dann aber Schnittpräparate zeigen, dass diese Fortsätze direct von einem Zellleib zu einem andern benachbarten laufen, um sich in diesen einzusenken. So wird zwischen zwei nahe beieinander liegenden Zellen eine ganz besonders innige und feste Verbindung geschaffen. Da diese Fortsätze in situ entweder nur ganz leichte oder gewöhnlich gar keine Windungen, im isolirten Zustand aber und an dem einen Ende durch Abreissen von der einen Zelle befreit, ziemlich

auffallende zeigen so wird man wohl Recht haben, wenn man annimmt, dass sie in situ und besonders im Leben einer gewissen Spannung und Dehnung unterworfen sind. In der Fig. 15 sind einige derartige Verbindungen der Gliazellen in der weissen Substanz dargestellt; sie kommen aber auch in den grösseren Anhäufungen der Stützsubstanz vor. So fand ich sie besonders noch in der starken Gliaschicht am Boden des vierten Ventrikels.

Die Stärke und Länge der Fortsätze ist ungemein verschieden. Im Allgemeinen aber sind sie viel stärker und länger als jene der zarten, kernversehenen Gliazellen. Genauer ist das Verhältniss so, dass die letzteren niemals eine solche Dicke oder Länge erreichen wie die der jetzt besprochenen Zellen; diese aber besitzen Fortsätze von jedem Caliber, von den allerfeinsten bis zu sehr starken; ebenso ist es auch mit der Länge. Die eben erwähnten starken, gewundenen Verbindungsfäden zweier Zellen sind gewöhnlich kurz und manchmal sehr kurz. Die andern können kürzer oder länger sein; viele erreichen eine Länge, die im Verhältniss zur Grösse des Zellkörpers ausserordentlich genannt werden muss. In den Figuren 5 und 7 sind zwar schon ziemlich lange Fortsätze dargestellt, aber einmal wurden sie, um Platz zu sparen, von dem Zeichner etwas verkürzt und dann sind aus demselben Grunde durchaus nicht die Zellen für die Zeichnung ausgewählt, welche die längsten Fortsätze hatten. Ich habe aber vom Schaf solche Zellen mit Ausläufern von $1/2$ bis $3/4$ Millimeter Länge isolirt. Beim Menschen kommen ziemlich eben so grosse vor. Wenn ein Zellleib mit dem Durchmesser von 0,015 bis 0,025 mm Fortsätze von 0,8 mm besitzt, so ist das schon sehr auffallend. Einige Male habe ich sogar Fortsätze von mehr als 1 mm Länge constatiren können. Da diese Ausläufer ja nach allen Richtungen hin laufen, so kann unter Umständen eine solche Zelle einen Raum von 2 Cubikmillimeter beherrschen. Freilich muss man einen solchen Fall wohl mehr als Ausnahme ansehen, da die Dimensionen meistens viel geringere sind.

Eine bestimmte typische Form kommt diesen Gliazellen nicht zu. Sie sind je nach der Oertlichkeit und nach der Art der Verwendung verschieden gestaltet. Eine sehr gewöhnliche Form in der weissen Substanz ist die dreieckige; die Zelle bildet eine Pyramide, die bald breit und niedrig, dann aber auch häufig schlank und hoch und deren Basis gern concav ausgeschweift ist.

Besonders zwischen den markhaltigen Nervenfasern und zum Zweck der Scheidenbildung für dieselben sind so geformte Gliazellen sehr häufig und werde ich weiter unten genauer auf die Verhältnisse dieser eingehen, aber auch in der grauen Substanz und in den Gliamassen um die centralen Hohlräume herum sind sie häufig anzutreffen. Während im Allgemeinen die Zellen der Stützsubstanz nach allen Dimensionen hin entwickelt sind, kann man häufig bei diesen pyramidenförmigen eine mehr oder minder starke Abplattung constatiren, so dass zwei parallel mit einander angeordnete Seitenflächen, drei Kanten und drei Ecken vorhanden sind. Selten jedoch ist der Dickendurchmesser ein sehr geringer, die Abplattung ist also meistens nicht bedeutend. Von solchen Zellen gehen dann die Fortsätse gern in den Ecken ab und zwar treten bei den ganz typischen Formen wirklich nur drei starke Ausläufer, welche sich bald büschelförmig theilen, oder drei Bündel von Fasern aus den drei Ecken heraus. Diese Form wird etwas unregelmässiger, wenn auch von den Kanten Fasern ausgehen. In der Figur 4 ist z. B. eine solche Gliazelle aus der weissen Substanz dargestellt; sie zeigt die geschilderten Verhältnisse sehr schön. Ausser den starken, bald sich verästelnden, aus den Ecken hervorgehenden Fortsätzen a, b und c tritt bei d noch ein kleines Faserbündel aus der Kante hervor. Unter besondern Umständen können die Fortsätze dieser pyramidenförmigen Zellen so angeordnet sein, dass man denselben den Namen Pinselzellen, den Boll zuerst aufgebracht hat, beilegen kann. Derartige Gebilde aber, wie er als Pinselzellen aus dem Rückenmark des Schafes abbildet[1]), habe ich niemals gefunden, trotzdem dass ich gewiss mehrere tausend Isolationspräparate durchmustert habe. Bei niedern Säugethieren und dann ganz besonders bei Amphibien und Fischen sind pinselförmige Pyramidenzellen häufiger im Rückenmark. So isolirte ich z. B. aus dem Mark des Igels derartige dreieckige Zellen, von denen an der einen Ecke ein sehr starker und langer sich erst spät verästelnder Fortsatz ausging, während an der dieser Spitze gegenüberliegenden Basis verschiedene feinere und schnell sich verästelnde Ausläufer entsprangen. Aber auch diese Zellgebilde unterscheiden sich sehr wesentlich von den Boll'schen Zeichnungen. In manchen Fällen treten in dem voluminösen Leib unserer Glia-

1) l. c. Tab. I Fig. 3 u. 4.

zellen mehr oder minder starke Einschnürungen auf, welche allerhand seltsame Gestaltungen bewirken. Derartige Gebilde (Fig. 5 ist ein hübsches Beispiel) haben Jastrowitz veranlasst, sie und diese Gliazellen überhaupt als „Spinnenzellen" zu bezeichnen. In vielen Fällen in der That dürfte diese Benennung nicht unpassend erscheinen, wenn man auch wohl noch niemals Spinnen mit so vielen Beinen gesehen hat wie die Zellen Fortsätze haben.

Wenn ein Bündel von Ausläufern sehr dicht neben einander aus einer Zelle hervorgeht, besonders in dem Fall, dass aus den Ecken der pyramidenförmigen Zellen einige wenig von einander divergirende Fasern herauslaufen, findet man wohl hier und da eine helle durchsichtige Substanz, welche mit dem Zellleib in continuirlichem Zusammenhang steht, um sie herum oder auch nur zwischen ihnen. Oft umhüllt dieselbe sie ganz — Ranvier sagt wie ein Aermel —, diese scheinen aber durch, da sie derber und fester sind und sich stärker tingirt haben. Diese Anhangsmasse des Zellleibes ist auch heller und zarter aussehend als jener. In der Fig. 6 a ist ein Beispiel für dies im Ganzen nicht sehr häufige Vorkommniss gegeben. Eine ähnliche Bedeutung scheint es zu haben, wenn sich starke Fortsätze in die Substanz des Zellleibes hinein als distincte Fasern verfolgen lassen, oder wenn sie sogar durch diesen hindurch verlaufend an einer andern Stelle wieder austreten. Es kann also eine Faser durch die ganze Masse des Zellleibes hindurch gehen, um sich an beiden ausserhalb desselben gelegenen Enden zu verästeln. Nicht ganz eben so aussehend, im Princip aber doch offenbar durchaus den erwähnten Gebilden entsprechend sind Zellen, denen eine — viel seltener mehrere — starke, bogenförmig gekrümmte Faser anliegt. Ich fand diese Bildung hier und da einmal in der weissen Substanz, zwischen den Nervenfasern, dann aber häufiger, wenn auch nicht oft, am Boden des vierten Ventrikels, in den hier mächtigen Anhäufungen von Stützsubstanz, welche überhaupt zum Studium der verschiedenen Eigenthümlichkeiten der kernarmen Gliazellen die beste Gelegenheit gewähren. Besonders kann man eine solche ungewöhnliche Gestaltung an grossen dreieckigen Pyramidenzellen [1]) finden, von denen an den drei Ecken in früher beschriebener Weise Fortsatzbündel (oder auch wohl an Stelle dieser ein einziger bald

---

1) Nur an Isolirungspräparaten, durchaus nicht in Schnitten.

sich theilender Fortsatz) ausgehen. Zwischen zwei dieser Bündel und sich innen dicht an sie anschmiegend läuft eine sehr starke, bogenförmig sich krümmende Faser. Die beiden peripherischen Enden derselben verästeln sich ganz so wie die andern Fortsätze, denen sie überhaupt vollkommen gleichen, centralwärts aber senken sie sich nicht wie diese in den Zellleib ein, sondern verbinden sich mit einander durch ein gemeinsames schlingenförmiges Mittelstück, so dass eben eine einzige Faser entsteht. Diese bogenförmige Schlinge ist nun der concav eingebogenen Zellkante oder Zellfläche zwischen den Eck-Ausläufern derartig genau angepasst und so innig angeschmiegt, dass sie ein Theil des Zellleibes zu sein scheint. Die Figur 6 a wird dies besser als die Beschreibung klar machen. Offenbar haben wir also hier dasselbe wie in dem früher erwähnten Fall, wo Ausläufer scheinbar durch die ganze Masse des Zellleibes verlaufen, um sich an beiden peripherischen Enden zu verästeln. Hier nun in dem letztbesprochenen Fall hält der mittlere oder centrale Theil der Fasser so genau die Kante des Zellleibes ein, dass er ihm nur anzuliegen scheint.

Ich machte schon in der erwähnten früheren kleinen Publication [1]) auf einige dieser Verhältnisse aufmerksam. Gleich darauf hat hat dann Ranvier [2]) dieselben mit besonders lebhafter Betonung hervorgehoben. Er spricht sowohl von der Umhüllung der Fortsatzbündel — sie werden nach ihm von dem Protoplasma, wie von einem „manchon" umgeben — als auch von dem Eindringen von Fasern in das Innere des Zellleibes. Andere scheinen diese Vorkommnisse nicht beobachtet zu haben. Ranvier legt ihnen nun eine sehr grosse und meiner Ansicht nach viel zu grosse Bedeutung bei. Zunächst ist es entschieden unrichtig, wenn er diese Bildungen als durchaus gewöhnlich, ja als fast regelmässig hinstellt. Das sind sie durchaus nicht. Im Gegentheil, sie müssen selbst bei älteren Geschöpfen als mehr ausnahmsweise vorkommende Bildungen angesehen werden, die zwar an gewissen Stellen nicht ganz selten zu finden sind, immerhin aber doch mehr die Ausnahme als die Regel ausmachen. Es muss hier darauf aufmerksam gemacht werden, dass diese Anordnung der fortsatzartigen Fasern eine im Laufe der

1) Breslauer ärztliche Zeitschrift 1882. Nr. 14 ff.

2) De la Neuroglie in den Archives d. Physiol. normal. et path. 1883.

Jahre auftretende Erscheinung ist. Im jugendlichen Mark konnte ich sie durchaus nicht finden, und bei älteren Thieren sind sie jedenfalls viel häufiger als bei jüngeren. Ich habe mich z. B. vergeblich bemüht sie in den Centralorganen eines 10 Wochen alten Lammes und eines Kalbes von 6 Wochen zu finden. Ich benutzte ferner die sich mir bietende günstige Gelegenheit[1]), in dieser Hinsicht die nervöse Stützsubstanz von einjährigen und älteren (ungefähr 4—6jährigen) Schafen und ebenso von einer etwa achtzehn Monate alten jungen Kuh und von vierjährigen resp. siebenjährigen Rindern zu vergleichen. Das Resultat war, dass bei den ein- bis zweijährigen Thieren, bei denen die Gliazellen jedenfalls schon verhornt waren, die geschilderten Bildungen entweder gar nicht oder wenigstens nur in ziemlich undeutlicher Weise, vielleicht beginnend vorkommen. Manche Zellen schienen Andeutungen einer Differenzirung ihrer Substanz zu zeigen und schien es mir, als könnte ich Fortsätze in das Innere verfolgen. Immer aber gehörte zu diesem Erkennen etwas guter Wille, während nun bei den älteren Thieren die Verhältnisse, wie ich sie oben schilderte, in mehrfachen Befunden sehr deutlich waren. Halte ich diese Thatsache mit dem Aussehen dieser Zellen und dem eigenthümlichen Verhalten ihrer Fortsätze zusammen, so glaube ich schliessen zu können, dass die beschriebenen Fasern an und in den Zellkörpern durch Differenzirung der Substanz derselben bei der fortschreitenden Verhornung entstanden sind. Chemisch sind ja die beiden Theile der Gliazellen, Fortsätze und Körper, nicht besonders verschieden von einander, doch hatte ich schon weiter oben die Ansicht ausgesprochen, dass die Fortsätze etwas stärker verhornen und dadurch gegen mechanische und chemische Eingriffe widerstandsfähiger werden als die Zellkörper. Die eben besprochenen eigenthümlichen Stützzellen müssen nun diesen Glauben bedeutend verstärken, nur schreitet hier die stärkere Verhornung centralwärts fort und ergreift Streifen des Zellkörpers, welche zwei der peripherischen Ausläufer mit einander verbinden. Aus dem Zellleib bilden sich ja bei allen Gliazellen die Fortsätze,

1) Da ich die Ferien gewöhnlich auf einem Gut verbringe, das grosse Schafheerden und einen sehr starken Bestand an Rindvieh besitzt, so erhielt ich im Lauf der letzten Jahre hinreichendes Material von Thieren, deren Alter sich genau feststellen liess.

ihre Substanz wandelt sich in die der auswachsenden Fasern um. In einigen seltenen Fällen nun differenziren sich an den Ecken zwei oder mehrere faserartige Streifen in der Substanz des Zellkörpers; sie gehen eine wahrscheinlich äusserst geringfügige chemische Veränderung ein, welche sie befähigt, sich von der umgebenden nicht veränderten Zellsubstanz als deutlich begrenzte Fasern abzuheben und sich mit Ammoniak-Carmin stärker als jene zu färben. Ebendasselbe ist es, wenn in andern Zellen an einer Kante oder ganz im Innern des Zellleibes solche Fasern durch eine geringe chemische Umwandlung feiner Streifen der Zellsubstanz entstehen. Warum nun aber diese Bildung bei einigen Zellen bei der fortschreitenden Verhornung eintritt und bei der Mehrzahl nicht, das vermag ich nicht zu sagen. Jedenfalls wird sie durch Umstände bedingt, die sich nicht allzu oft wiederholen, denn ich muss hier noch einmal im graden Gegensatz zu Ranvier betonen, dass die so gebildeten Zellen nur Ausnahmen sind, welche an bestimmten Stellen der nervösen Centralorgane etwas häufiger gefunden werden als in den übrigen Theilen. Auf keinen Fall darf man annehmen, wozu die vorstehende Schilderung vielleicht verleiten könnte, dass die kernarmen Gliazellen im höheren Alter der Thiere zum grossen Theil oder vielleicht gar alle solche Fasern in sich differenziren. Ein durchaus hinreichend grosses Material und eine genügende Reihe von hierauf bezüglichen Untersuchungen hat mir die Gewissheit verschafft, dass auch bei alten Thieren diese Bildungen nur Ausnahmen bilden. Ranvier möchte sie zur Regel machen und legt ihnen eine grosse theoretische Bedeutung bei, welche mir etwas gesucht erscheint und von der jedenfalls nach meiner Ansicht gar nicht die Rede sein kann. Er sieht nämlich in dieser Bildung von Fasern innerhalb der Zellsubstanz ein Analogon der fibrillären Structur der Nervenzellen. Und da er, wie ja auch ich, behauptet, dass die Stützzellen und die Nervenzellen entwicklungsgeschichtlich nahe verwandt sind, so benutzt er diese Analogie als einen Beweis für die Verwandtschaft. Ich muss doch gestehen, dass es mir nicht verständlich ist, wie dieser ausgezeichnete französische Histologe die erwähnten beiden Bildungen mit einander vergleichen kann. Hier einige sehr wenige starke wie zufällig in dem Zellleib sich abscheidende Fasern und dort die ganze Zellsubstanz in ungeheuer zahlreiche feinste Fibrillen zerfallend, welche von den Fortsätzen her in jene eindringen.

Altersveränderungen sind nun aber auch noch in anderer Weise zu beobachten. Denn wie wir so vielfach im Körper in den aus Zellen und deren Ausläufern bestehenden Netzgeflechten einen mehr oder minder stark ausgeprägten Schwund der ersteren finden, so können wir auch bei der Untersuchung der Stützsubstanz Zellen finden, deren kleiner, gering und verkrüppelt aussehender Zellleib gar nicht im Verhältniss zu stehen scheint zu den mächtig entwickelten massenhaften, dicken und langen Fortsätzen (Figur 6). Eine wenig centrale Masse hält diese letzteren zusammen. Diese ist nicht, wie wir dies bei der andern Form der Gliazellen als häufiges Vorkommniss fanden, der übriggebliebene Zellkern, sondern ein Rest des Zellleibes, in dem von einem Kern durch kein Tinctionsmittel etwas nachzuweisen ist. Der Schwund des Zellkörpers kann noch weiter fortschreiten als in der Figur 6, ja es können einige Fortsätze eine scheinbare Selbstständigkeit erreichen, indem sie dem Rest des Zellleibes nur noch anliegen. An dieser Stelle ist der letztere eben vollkommen zur Bildung der ersteren verwandt worden.

Es ist natürlich möglich, dass so zwischen den Nervenfasern der weissen Substanz des Rückenmarks, wo man diese Gebilde ebenso wie an andern Stellen antrifft, einzelne isolirte und selbstständige Fasern der Stützsubstanz entstehen, welche dann aber gruppenweise von einem gemeinsamen Centrum ausgehen müssten. Jedenfalls könnten derartige Stützfasern nach meinen Untersuchungen selbst bei alten Geschöpfen nur in sehr geringer Menge vorhanden sein und durchaus könnten wir in ihnen nicht die elastischen Fasern der Stützsubstanz erblicken, von denen manche Forscher wie Gerlach[1]) und Schwalbe[2]) sprechen. Mit Sicherheit zu beweisen ist das Vorkommen von einzelnen isolirten Fäden überhaupt nicht, denn wenn man sie in Zupfpräparaten antrifft, können sie selbstverständlich von irgend einer Zelle abgebrochen sein; und in Schnittpräparaten können ebenso die etwa vorhandenen einzelnen Fasern Fortsätze von Zellen sein, die in anderen Schnittebenen liegen.

Ich will hier hinzufügen, dass verhornte selbstständige Gliafasern an bestimmten Stellen, im Rückenmarke z. B. in dem mittleren

1) l. c. p. 670.

2) l. c. p. 304.

Commissurentheil — ich komme weiter unten hierauf zurück — dadurch entstehen, dass bipolare Zellen ganz in der Bildung ihrer Fortsätze aufgehen. Zuerst ist noch eine mittlere Verdickung der Fasern zu erkennen, dann aber schwindet auch diese.

Ich habe in dem Vorhergehenden mehrfach darauf hingewiesen, dass die Verschiedenheiten der Gliazellen zum Theil Altersunterschiede sind. Ihre Form, ihre Grösse, die Anordnung ihrer Fortsätze und manches Andere wird durch die Art ihrer Verwendung und durch locale Verhältnisse bedingt, einige der auffallendsten Verschiedenheiten aber sind mit dem zunehmenden Alter entstanden. Und untersuchen[1]) wir das Rückenmark von jüngeren Embryonen, so werden wir die früher beschriebenen Unterschiede überhaupt nicht finden. Die Gliazellen sind untereinander alle gleich. Ja gehen wir weit genug zurück, so finden wir sogar überhaupt keinen Unterschied zwischen den zelligen Elementen der Markanlage. Rundliche Bildungszellen liegen dicht neben einander gedrängt, kein Merkmal stempelt sie zu Nerven- oder Glia-Zellen. Erst allmählig gelingt es wenigstens an einigen Stellen durch bestimmte charakteristische Eigenthümlichkeiten die beiden Formen auseinander zu halten. Selbst in der weissen Substanz sind zuerst gleichartige Zellen angelegt, welche sich bald in abwechselnden Streifen angeordnet in zwei sehr verschiedenartige Elemente umwandeln, in die rundlich polygonalen Stützzellen und in längliche Gebilde, welche noch richtige Zellen, mehr und mehr zu Fasern auswachsen. Haben die Gliazellen Ausläufer bekommen, so sind sie von den Nervenzellen zu unterscheiden, unter einander aber sind sie gleichartig, und von den späteren Verschiedenheiten ist noch nichts zu sehen. Indem ich hier die Einzelheiten der ersten Entwicklung übergehe, bemerke ich nur, dass die Stütz- und Nerven-

1) Ich gehe auf die entwicklungsgeschichtlichen Verhältnisse der Stützsubstanz in dieser Abhandlung nicht allzu genau ein, da dieselbe dadurch gar zu umfangreich werden würde, und da in dieser Hinsicht meine Untersuchungen noch nicht ganz abgeschlossen sind. Die bei diesem Thema in Betracht kommenden Fragen sind zum Theil ungemein schwierig und durchaus nicht so ohne Weiteres zu beantworten. Zur besseren Lösung der Aufgabe habe ich daher Embryonen niederer Wirbelthiere, besonders von Fischen mit in die Betrachtung gezogen. Doch kann ich des mangelnden Raumes wegen hier unmöglich genauer auf diese Verhältnisse eingehen, auch habe ich diese Untersuchungen noch nicht ganz zum Abschluss bringen können.

Zellen nicht nur das gleiche Aussehen haben, sondern sich auch aus derselben Anlage hervorbilden. Aus den Bildungszellen des Ectoderms scheidet sich eine Gruppe ab, um die erste Anlage des centralen Nervensystems aufzubauen. Und diese Zellen bilden sich theils zu Nerven- theils zu Stütz-Zellen um. Mit Bestimmtheit ist die Ansicht abzuweisen, dass letztere von aussen mit den Gefässen oder auf andere Weise in die Anlage des Centralorgans hineinwuchern. Zellen wachsen von aussen durchaus nicht in irgend einen Theil des Centralnervensystems hinein; und an Fasern kommen nur die wenigen Bindegewebsfibrillen, welche im Rückenmark eine äussere lockere Adventitia der Blutgefässe bilden, in die Substanz desselben hinein. (Auf die eigenthümlichen Verhältnisse der bindegewebigen Piafortsätze in den Longitudinalfissuren des Rückenmarks und ihre scheinbaren Einstrahlungen in dasselbe komme ich weiter unten zurück.) Nur diese Fasern gehören im Centralnervensystem dem echten Bindegewebe an, nur sie sind leimgebendes Gewebe. Die Elemente aber der eigentlichen Stützsubstanz in den nervösen Centralorganen, sowohl die ungeformte Grundsubstanz wie die Zellen mit ihren Ausläufern nehmen eine ganz andere histologische Stellung ein. Ich protestirte ja schon gegen die noch immer allgemein gebräuchliche Bezeichnung derselben als „Bindegewebe des Centralnervensystems“. Wir sahen dann, wie sehr die Gliazellen und die mit ihnen zusammenhängenden Fasern dem collagenen Bindegewebe durch die Keratinbildung gegenüber steht. Nun müssen wir auch als schwerwiegenden Unterschied hervorheben, dass die Neuroglia sich aus dem Ectoderm entwickelt, während das Bindegewebe dem Mesoderm entstammt.

Es ist schon von anderer Seite darauf hingewiesen worden, dass die Neuroglia den Stützfasern der Retina gleichwerthig sei[1]. Dies ist durchaus richtig; sie gehören in jeder Hinsicht zusammen. Und wie bei der Entwicklung des Sinnesorgans die dicht neben einander liegenden und längere Zeit hindurch scheinbar ganz gleichen Zellen zu einer functionell so überaus verschiedenartigen Ausbildung gelangen, so auch in den Centralorganen. Diese aus zartestem Protoplasma bestehenden Nervenzellen, die auf allen Seiten

---

1) So z. B. von Schwalbe im oben citirten Werk. — Die Herkunft der Neuroglia von dem Ectoderm ist ebenfalls schon von Schwalbe und Anderen behauptet worden.

von Blut umspült, dem lebhaftesten Stoffwechsel unterworfen sind, und denen zum Theil eine so überaus reiche und wunderbare Function zukommt, dass unserm Vorstellungsvermögen der causale Zusammenhang zwischen ihnen, den stofflichen Gebilden und dem Product ihrer physiologischen Thätigkeit, dem Geist geradezu unfassbar ist. Auf der andern Seite die mehr oder minder verhornten Zellen der Stützsubstanz, die sich mit einem minimalen Stoffwechsel begnügen können, da ihre ganze Aufgabe darin besteht, mit ihrer elastischen Substanz die zarteren und weicheren nervösen Elemente zu schützen und einzuhüllen. So verschieden aber diese beiden Elemente in ihrer Function und zum grössten Theil auch in ihrer äusseren Beschaffenheit sind, so bilden sie sich doch aus den gleichen embryonalen Zellen des Ectoderms. Bedenkt man, dass sich ausser diesen Gewebstheilen des centralen Nervensystems auch die Sinnesepithelien und ihre Stützgebilde und ebenso die ganze äussere Zellbekleidung des Körpers, die Epidermis herausbildet, so wird man die Stützsubstanz der Centralorgane für ein epitheliales Gewebe erklären müssen. Seine Elemente freilich nehmen zur Lösung der ihnen gestellten Aufgabe, für die nervösen Gewebstheilchen Hüllen oder Scheiden im Ganzen und im Einzelnen zu bilden, ganz andere Form an als den Epidermiszellen zukommen, aber man findet in den verwandten Stütz- und Deckzellen der Sinnesepithelien mannigfache Uebergänge zu jenen. Nur einige verhältnissmässig wenige Zellen der Stützsubstanz des Centralnervensystems nehmen eine derartige Form und Anordnung an und werden in solcher Weise für die soeben erwähnte Aufgabe verwendet, dass sie auch in dieser Hinsicht den Epithelien gleichen und auch schon seit langer Zeit von einer naiveren Anschauung als Epithelzellen bezeichnet wurden. Es sind dies diejenigen Gliazellen, welche das Stützgewebe nach innen gegen die centralen Hohlräume des Gehirns und Rückenmarks abschliessen. In der letzteren Parthie habe ich die Entwicklung dieser inneren Gegend am genauesten untersucht und kann grade sie zum Studium der feineren Verhältnisse der Entwicklung des Gliagewebes empfehlen. Da ich aber, wie schon oben erwähnt wurde, diese entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen, welche ich möglichst auch auf niedere Wirbelthiere ausgedehnt habe, noch nicht beenden konnte, bemerke ich an dieser Stelle nur[1]): Die Epithelschichte um den Centralcanal

1) Ich kann übrigens in Hinsicht auf die Entwicklungsgeschichte des

des Rückenmarkes ist bei Kaninchenembryonen bis über die Hälfte der embryonalen Entwicklung hinaus sehr mächtig und besteht aus vielen Schichten länglicher elliptischer oder spindelförmiger Zellen, welche in regelmässiger Anordnung um den Centralcanal herum gelagert sind. Vor und hinter demselben stehen sie mit ihrem langen Durchmesser sagittal, seitlich frontal. Das peripherische Ende dieser Zellen verjüngt sich und geht in einen Fortsatz über, welcher in der Längsrichtung der Zellen weiter verläuft und durch die graue und weisse Substanz hindurch bis zum Rand des Markes zu verfolgen ist. Im weitern Verlauf der Entwicklung verwandeln sich die äusseren Zellen dieser mächtigen Schichte mehr und mehr. Einmal gehen deutlich Ganglienzellen, dann auch eben so deutlich multipolare Neurogliazellen aus ihnen hervor. Je mehr die Entwicklung fortschreitet, desto mehr verschmälert sich die Schichte, indem die Verwandlung der Zellen von aussen nach innen hin vorgeht, bis zuletzt nur noch eine einzige Lage derselben übrig bleibt; es bildet diese das bekannte Epithel des Centralcanals. Was aus den Ausläufern der seitlichen sich umwandelnden Zellen wird, habe ich bisher noch nicht ermitteln können. Dass sie hier und da in dauernder Weise an der Bildung der Balken der weissen Substanz, welche ohne Frage der Hauptsache nach aus richtigen Gliazellen und deren Fortsätzen zusammengesetzt werden, sich betheiligen können, ist ja an und für sich nicht unmöglich, doch nicht leicht zu beweisen, da sie sich nicht so recht von jenen unterscheiden.

Die übrig bleibenden seitlichen Epithelzellen besitzen ebenfalls derartige Ausläufer, die sich nach kürzerem oder längerem Verlauf mit den Fasern des Gliageflechts der substantiva gelatinosa centralis oder durch diese hindurch dringend mit jenen der grauen Substanz verbinden. Die Epithelzellen vor und hinter dem

---

Markes auf die ausgezeichnete Behandlung dieses Themas in Kölliker's „Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere." 2. Aufl. Leipzig 1879. p. 584 verweisen. Ich schliesse mich seiner Darstellung im Grossen und Ganzen an. Nur in Bezug auf die Entstehung der Neuroglia muss ich von seiner Auffassung abweichen, da er sie von aussen mit den Gefässen hinein wuchern lässt. — Wenig dagegen kann ich mich mit den Ausführungen Löwe's (Dr. Ludwig Löwe: „Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Nervensystems." Bd. II. Lief. I. Leipzig 1883) einverstanden erklären.

Centralcanal senden ihre Ausläufer in sagittaler Richtung nach vorn respect. nach hinten zwischen den symmetrischen Hälften des Marks zur bindegewebigen Hülle desselben, um sich mit dieser zu verbinden. Auch hier bleiben bei der späteren Entwicklung Fortsätze als selbständige Fibrillen bestehen, wenn ihre Zellen sich umgewandelt haben, andere behalten ihren Zusammenhang mit solchen Zellen, welche zu multipolaren Gliazellen der substantia gelatinosa werden. Zu diesen Fibrillen kommen die Ausläufer der bleibenden Epithelzellen vor oder hinter dem Centralcanal und bilden zusammen mit ihnen ziemlich starke aber ungemein verschiedene und nicht sehr regelmässig entwickelte Bündel, welche bei der weiteren Ausbildung des Markes speciell bei der Bildung der hintern und vordern Stränge und der Longitudinalfissuren zwischen den ersteren und zur Ausfüllung der letzteren bestehen bleiben. Sie gehen oft bis zur Pia und verbinden sich innig mit ihr, indem von ihr Bindegewebsfibrillen gewöhnlich in der Begleitung der Blutgefässe ausgehen und parallel mit den eben beschriebenen Fasern bis zu dem Commissurentheil des Markes verlaufen können. Doch treten sie, wie es scheint, nur ausnahmsweise und nur eine lockere äussere Adventitia der Gefässe bildend in die Marksubstanz ein. So sind die sogenannten „Pia-Fortsätze", welche die Longitudinalfissuren ausfüllen, zum Theil Bindegewebsbündel, zum Theil aber verhornte Gliafasern, welche entweder Fortsätze der nächststehenden Epithelzellen des Centralcanals oder selbständig gewordene Fäden sind. Die Menge dieser sehr verschiedenartigen Elemente ist jedenfalls ungemein wechselnd und offenbar nicht constant. Im Allgemeinen aber scheinen die Piafortsätze und besonders ihre inneren Theile ganz hauptsächlich von den verhornten Stützfasern gebildet zu werden.

Die zunächst ausserhalb der bleibenden Epithelien liegenden embryonalen Zellen wandeln sich dadurch, dass ausser dem einen erwähnten Ausläufer noch andere Fortsätze aus dem Zellkörper herauswachsen, in multipolare Stützzellen um, und zwar hier nur in solche, während sich die mehr aussen gelegenen zum Theil in diese, zum Theil aber in Ganglienzellen umbilden. Es entstehen also die Gliazellen der substantia gelatinosa centralis aus den erwähnten spindelförmigen Embryonalzellen. In welcher Weise nun aber bildet sich das zweite, das formlose Element dieser Substanz, die structurlose Grundsubstanz? Grade diese Stelle ist durchaus

die günstigste, um diese Frage zu lösen, da sie nur aus diesen Gewebstheilchen der Stützsubstanz zusammengesetzt ist, und keine eingelagerten nervösen Bestandtheile die Verhältnisse compliciren. Und dennoch bin ich nicht zu einer vollkommen sicheren Anschauung gekommen, ob sich die homogene, formlose Substanz allein durch Zerfall und Umwandlung der embryonalen Zellen oder durch eine Abscheidung der Gliazellen, oder endlich in beiderlei Art bilde. Im ersten Fall wäre sie also als eine echte Grundsubstanz, im zweiten als Zwischen- oder Kittsubstanz zu bezeichnen. Ich glaube allerdings nach meinen bisherigen Untersuchungen schliessen zu müssen, dass ganz hauptsächlich Grundsubstanz durch allmähliche Umwandlung des Zellkörpers entsteht. Man findet in den Schnitten eines Markes vom Kaninchenembryo in der dritten Woche seiner Entwicklung nicht selten Zellen in jener oben beschriebenen Gegend, welche die verschiedensten Zustände eines Zerfallens und einer gänzlichen Auflösung so deutlich demonstriren, dass man kaum an dem häufigen Untergang dieser embryonalen Zellen zweifeln kann. Sie verschwinden allerdings nicht, sondern verlieren nur ihre Zellnatur und überhaupt ihr distinctes Wesen als gesonderte Gebilde und verschmelzen mit andern gleichartigen Massen zu einer gemeinsamen keine Grenzen und Theile darbietenden Substanz. Dabei liegt die Frage nahe, ob das Zellprotoplasma allein oder auch die Kerne die Grundsubstanz bilden. Diejenigen, welche glauben, dass ungemein zahlreiche freie, hüllen- und fortsatzlose Kerne in den erwachsenen Centralorganen vorkommen, müssen annehmen, dass diese bei dem Entstehen der Grundsubstanz übrig gebliebenen Zellkerne jene späteren nutzlosen und functionslosen Gebilde sind [1]). Wir sahen aber schon früher, dass dieselben in Wirklichkeit sehr wenig zahlreich sind und dass die ganz ungeheure Mehrzahl der freien Kerne der Autoren nichts weiter als die Kerne von Glia- oder gar von Nervenzellen sind, deren Leib und deren Fortsätze durch die Schwäche der Präparationsmethoden unsichtbar bleiben. In der That scheinen auch

1) In der That giebt Boll l. c. p. 43, der für die weisse Substanz das Vorkommen freier Körner leugnet und für die graue dasselbe Henle gegenüber sehr einschränkt, diese Erklärung für die Entstehung jener nackten und fortsatzlosen Kerne an, welche nach seiner Ansicht in der Rinde des grossen und kleinen Gehirns nicht ganz selten gefunden werden.

die embryonalen Zellen, welche sich zu einer homogenen Grundsubstanz umwandeln, ganz zu zerfallen, sodass die Kerne, wenn sie auch etwas länger übrig bleiben, zuletzt doch auch ihre Umgrenzung einbüssen und in der gleichmässigen Substanz verschwinden. Damit soll aber freilich nicht geläugnet werden, dass hier und da einmal ein solcher Kern sich conserviren und im ausgebildeten Mark als Andenken an seine Entwicklung bestehen bleiben kann. Ausnahmen bestätigen ja nur die Regel. Während ich nun glaube, dass die erste Anlage der Grundsubstanz hauptsächlich in der geschilderten Weise zu Stande kommt, scheint es mir doch ebenso wahrscheinlich, dass sich dieselbe bei den gebornen Individuen der Hauptsache nach durch Abscheidung aus den Gliazellen vermehrt. Die Grundsubstanz nimmt ja ebenso wie alle andern Elemente des Centralnervensystems während des Wachsthums des ganzen Körpers an Masse zu[1]). Dies scheint mir eben zum grössten Theil und an den meisten Stellen sicher ganz durch Ausscheidung aus den noch nicht verhornten Körpern der Gliazellen Statt zu finden. Denn natürlich wenn die Umwandlung in Hornsubstanz vollständig geworden ist, kann von ihnen schwerlich noch etwas abgeschieden werden. Dass an einzelnen Stellen der Centralorgane auch nach der Geburt, ja selbst im ausgewachsenen Körper ein allmählicher Zerfall der Gliazellen vorkommen kann, scheint nach den Bildern, welche die Rinde des grossen Gehirns, besonders vom Menschen, darbietet, nicht unmöglich. Ich komme weiter unten, eben bei der Betrachtung der Verhältnisse dieser Parthie, auf diesen Punkt zurück.

So entstehen die Elemente der Stützsubstanz in dem Kern des embryonalen Markes. Um diesen herum, d. h. um die sogenannte embryonale Epithelschicht entwickelt sich noch eine bedeutende Lage grauer Substanz, die besonders im spätern Stadium der Entwicklung mehr und mehr zunimmt und die erstere auf das bleibende Epithel und die geringe substantia gelatinosa centralis reducirt. Hier nun stehe ich schon wieder vor einer Frage, die mir bisher klar und sicher zu beantworten nicht gelungen ist,

1) Ueber die Wachsthumsverhältnisse der histologischen Elemente der nervösen Centralorgane ist bisher gar wenig bekannt. Ich werde in Kurzem in der Lage sein, meine diesbezüglichen nicht uninteressanten Untersuchungen zu veröffentlichen.

und die ich mit Zuhülfenahme entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen an Fischen lösen zu können hoffe. Es scheint mir nämlich durchaus als fände bei der weiteren Entwicklung der grauen Substanz eine Durchmischung der Elemente in der Weise statt, dass ganz allmählich einige von den sehr zahlreichen Gliazellen der innern besprochenen Schicht in die weiter aussen sich bildende Lage grauer Substanz gerathen. Ich möchte dies sogar als fast sicher hinstellen. Ob nun aber die sich so etwas verschiebenden Zellen genügen, den Vorrath der grauen Substanz zu decken — sie theilen sich ziemlich lebhaft — oder ob auch hier überall neue Stützzellen neben den Nervenzellen sich bilden, indem sich die rundlichen oder länglichen Embryonalzellen durch Auswachsen von Ausläufern in sie umwandeln, kann ich vorläufig noch nicht mit absoluter Sicherheit behaupten. Es scheint mir aber das Letztere der Fall zu sein. Auch in der weissen Substanz sind zuerst nur Zellen angelegt, die dann aber schon sehr früh (beim Hühnchen am vierten Tage) in die Länge wachsen, um Nervenfasern zu werden. Boll[1]) sieht nun ausserdem etliche oder seinen Zeichnungen nach sogar sehr viele (nach der Figur 24 wäre es entschieden die Mehrzahl) Zellen eckig werden. Sie sollen in regelmässiger Weise so angeordnet sein, dass sich immer Streifen von entstehenden Fasern und solchen Zellen abwechseln. Diese letzteren würden dann zu Stützzellen der weissen Substanz. Ich habe die Verhältnisse bisher so trotz darauf verwandter Mühe nicht gesehen. Auch haben andere Autoren bis jetzt Boll's Beobachtungen nicht bestätigt. Aber ich gebe sehr gern zu, dass die Untersuchung der feineren, histologischen Verhältnisse der ersten Anlagen der Centralorgane zu den allerschwierigsten gehört, welche die Entwicklungsgeschichte uns überhaupt bietet. Und daher wage ich nicht eher ein Urtheil in dieser Angelegenheit zu fällen als bis ich sie noch einmal mit einem neuen und zwar vorzüglichen Material durchgearbeitet habe. Jetzt erkenne ich zellige Elemente zwischen den deutlich gebildeten Nervenfasern erst in einer etwas späteren Zeit. Dagegen sehe ich schon früh rings um die weisse Substanz herum einen schmalen Ring von rundlichen Zellen, welche nicht zur Pia gehören. Sie heben sich gegen die Umgebung nicht so scharf ab wie es wohl wünschenswerth wäre und

1) l. c. p. 120 m. Tafel II Fig. 24 bis 29.

sind deshalb noch niemals, so viel ich mich erinnere, aufgeführt worden. Sie sind den innern sogenannten Epithelzellen als äussere epidermoidale Lage gegenüberzusetzen und sind ihnen an Bedeutung gleich, denn aus ihnen geht zum mindesten ein grosser Theil der Stützzellen der weissen Substanz, möglicherweise alle hervor. Wenn die Blutgefässe aus der Pia in das Mark hineinwachsen, stülpen sie diese äussere Zellhülle des embryonalen Markes nach innen ein und erhalten beim weitern Wachsthum aus den mitwuchernden Zellen derselben eine Scheide. So entstehen die trichterförmigen Einsenkungen der Rückenmarksperipherie (Fig. 16) und so die gefässtragenden Balken der weissen Substanz. Es scheint mir, als ob von den Zellen in der Umgebung der Blutgefässe Sprossen zwischen die Nervenfasern wuchern und so bei fortgesetzter Theilung der Zellen die Elemente des Gliaflechtwerks der weissen Substanz gebildet werden. Dies aber mit Sicherheit zu behaupten, ist mir bisher unmöglich. Die Verhältnisse sind äusserst schwer zu untersuchen und man ist gar zu leicht Täuschungen ausgesetzt. Es wäre sehr wohl möglich, dass neben diesen in die weisse Substanz hineinwachsenden Stützzellen auch noch andere an Ort und Stelle entständen, wie Boll das will, nur macht die grosse Menge der von ihm abgebildeten embryonalen Gliazellen mich etwas stutzig, da man an den deutlich gebildeten Stützzellen in der spätern embryonalen Zeit lebhafte Theilungen beobachten kann und so bei der starken von Boll gewollten Anlage ihre endliche Zahl eine ungeheure und den wirklichen Verhältnissen nicht entsprechende werden müsste. Bei der grossen Schwierigkeit der Untersuchung ist es vorläufig noch ganz unmöglich, die Behauptung zu widerlegen, dass Stützzellen aus ausgetretenen Blutzellen, aus Wanderzellen sich bilden. Dass die sehr grosse Mehrzahl derselben nicht aus Wanderzellen sich umwandelt, ist durchaus sicher, ob aber hier und da einzelne so entstehen, kann durch das Mikroskop in keiner Weise entschieden werden. Doch scheint es mir höchst unwahrscheinlich, dass sich die ganz gleichartigen, durch nichts unterschiedenen Elemente ein und desselben Gewebes in verschiedener Weise entwickeln sollten. So glaube ich, kann man diese Behauptung — oder besser gesagt, diese Vermuthung, denn auf irgend welchen andern Thatsachen, als dass plötzlich viele solche Zellen in der weissen Substanz auftauchen, gründet sie sich nicht — als unrichtig abweisen.

Wir sehen also, dass das Stützgewebe sich aus dem äussern Keimblatt entwickelt und zwar zum grossen Theil, vielleicht ganz aus der äussern oder oberflächlichen Schicht desselben, welche in den seitlichen Fortsetzungen die Hornplatten bildet. Wir können uns daher nicht wundern, dass seine zelligen Elemente eine grosse Neigung zur Verhornung zeigen. Diese aber wie überhaupt die weitere Ausbildung der Zellen ist ungleichartig und bewirkt die später zu constatirenden und im Obigen genau beschriebenen Verschiedenheiten derselben. Im embryonalen Zustand gleichen sich die Gliazellen noch ganz. Man findet bei allen einen deutlichen Kern in einem gut entwickelten Protoplasmaleib, der einige wenige ziemlich starke Fortsätze aussendet. Die eine grosse Verschiedenheit entsteht nun dadurch, dass bei etlichen Zellen sich der Leib in der Bildung der Fortsätze mehr oder minder erschöpft, während die andern zwar ebenfalls fortwährend Material an dieselben abgeben aber doch diesen Verlust mehr ergänzen, so dass ihr Leib nicht kleiner wird, vielmehr an Masse bedeutend zunehmen kann. Diese Zellen entwickeln sogar im Allgemeinen stärkere und längere Fortsätze als jene, welche kleiner werden, so dass man ihnen eine grössere Lebensenergie zuschreiben muss. Sie nehmen während ihres Wachsthums und während des Auswachsens ihrer Fortsätze mehr Bildungsmaterial von aussen auf als jene.

In Bezug auf die Bildung der Fortsätze ist dem Gesagten noch hinzuzufügen, dass anfänglich meistens nur einige wenige derselben angelegt sind. Diese aber sind verhältnissmässig sehr stark und besitzen in ihrem Ursprungstheil so ganz den Charakter und das Aussehen des Zellkörpers, gegen den sie auch in keiner Weise abgegrenzt sind, dass man deutlich erkennt, dieser wächst aus und bildet sich verjüngend die letzteren. Die dicken Fortsätze können dann durch Spaltung in feinere Fasern zerfallen, derart, dass, wie wir oben sahen, noch eine Verbindungsmasse zwischen ihnen bleibt, oder indem sie sich in ihrem Verlauf gänzlich von einander lösen; ja sie können sogar mit der Zeit mehr und mehr auseinander rücken. Gehen, wie das z. B. bei allen pyramidenförmigen Zellen der Fall ist, Bündel von Fasern von einer Stelle, hier also von den Ecken ab, so sind dieselben sicher durch Längsspaltung aus einem gemeinsamen starken Fortsatz hervorgegangen.

So erklären sich die verschiedenen Bilder, welche die Prä-

parate uns darbieten; es erklären sich die bedeutenden Differenzen in dem Aussehen der Stützsubstanz je nach dem Alter der Geschöpfe; es klären sich die Widersprüche auf, die bei näherer Betrachtung der Neuroglia so mannigfach dem Untersucher entgegentreten. So wird es verständlich, dass zwei so verschiedenartig aussehende Zellsorten, zwischen denen andererseits wieder allerhand Uebergangsformen zu finden sind, für denselben Zweck verwandt werden.

In dem Bisherigen ist nur von den Stützzellen des Rückenmarkes und des verlängerten Markes die Rede gewesen. Aus den ausführlich geschilderten Verhältnissen derselben können wir aber einen Rückschlag auf die Gliazellen des ganzen Centralnervensystems machen. Im Prinzip haben wir, wie sich das eigentlich für denjenigen, welcher an die Entwickelung der Centralorgane denkt, von selbst versteht, überall die gleichen Verhältnisse. Im Einzelnen aber hinsichtlich der Form und in Bezug auf das besondere Verhalten finden wir sehr mannigfache Unterschiede welche für die betreffenden Stellen, in denen sie vorkommen, typisch sind. Da wir aber weiter unten die Anordnung der Neuroglia-Elemente in den einzelnen Organen des Centralnervensystems besprechen werden, so würde es nur zu Wiederholungen führen, wollte ich hier alle Abweichungen der Stützsubstanz des Gehirns von denen des Rückenmarks hervorheben.

Die Elemente der Neuroglia sind überall die gleichen. Die Grundsubstanz verhält sich im Gehirn genau so wie im Rückenmark. Die stets mit Fortsätzen versehenen Zellen lassen sich zwar nicht so deutlich in zwei Hauptgruppen theilen; doch finden wir überall im ganzen Centralnervensystem offenbare Unterschiede in der Verhornung, besonders bei jüngeren Geschöpfen. Die Umwandlung des Protoplasmas in Keratinsubstanz stellt sich bei allen Gliazellen ein, aber zu sehr verschiedenen Zeiten. Ebenso ist die Theilnahme der einzelnen Elemente an der Verhornung eine ungleiche, und verschieden verhalten sich die Zellkörper und die Kerne bei dem Auswachsen der Fortsätze. Die Kerne der Gliazellen im Gehirn zeigen nicht gerade ein Verhalten, das zur förmlichen Aufstellung zweier Gruppen, der Kern-Zellen und der kern-armen Zellen verlocken könnte, aber doch finden wir diesen Unterschied überall und sogar sehr häufig dicht nebeneinander. Bei zahlreichen Zellen schwinden eben die differenzirenden Eigenschaften des Zellleibes

und des Kernes und es ist nicht mehr möglich, den letzteren im ersteren nachzuweisen. Wie im Rückenmark sind alle möglichen Uebergänge vorhanden, in denen sich das allmähliche Aufgehen des Kernes im Zellkörper constatiren lässt. Andererseits schwindet auch der Zellleib bei vielen Gliazellen des Gehirns mehr oder minder stark bei der Bildung der Fortsätze. Solche Bildungen jedoch, wie sie in der grauen Substanz des Rückenmarks so häufig sind, Kerne ohne eine Spur des Körperrestes, so dass die Fortsätze direct an jene angeklebt sind, kommen im Gehirn kaum vor. Vielmehr sieht man stets die Ausläufer von einer Umhüllungsmasse des Kernes ausgehen, die allerdings sehr schmal sein kann. Diese Reste des Zellkörpers sind nun aber, und dies ist ein weiterer Unterschied den Kern-Zellen des Rückenmarks gegenüber, stets derb und sehr widerstandsfähig gegen alle Eingriffe; sie sind, wie man nachweisen kann, verhornt.

Es kommen im Gehirn noch andere Altersumwandlungen der Gliazellen vor, von denen ich gleich hier das Folgende mittheilen will, obschon ich später noch einmal auf diese Verhältnisse kurz eingehen muss: Die Zellen können, während die Kerne gänzlich verschwinden, so sehr in der Bildung der Fortsätze aufgehen, dass sie in dem so entstehenden Horngerüst des nervösen Organs nur kleine aber noch die Zellform verrathende Anschwellungen in den Knotenpunkten bilden. So ist es z. B. in der äussersten, in der sogenannten „molekulären" Schicht des kleinen Gehirns, wenigstens des Menschen. Wir sehen nämlich auch hier, was ich öfter zu beobachten Gelegenheit hatte, dass die Stützsubstanz im Vergleich zu dem nervösen Gewebe etwas bei ihm mehr zurücktritt als bei den Säugethieren, zumal den niedern, und dass ihre Zellkörper kleiner gestaltet sind. Freilich könnte man dies durch den Umstand erklären, dass für solche Untersuchungen gewöhnlich die Gehirne älterer menschlicher Individuen, ja häufig genug sehr alter verwandt werden, während die Thiere, deren Gehirne man durchforscht, wohl sehr selten ein höheres Alter erreicht haben. Sicher ist dies von dem in meinen Untersuchungen viel verwandten Schlachtvieh, den Rindern und Schafen. Aber auch andere Hausthiere und die wild lebenden Geschöpfe, wie die vielfach von mir verwandten Igel, kommen wohl selten zu einem beträchtlichen Alter. Höchstens wäre dies bei den Hunden und Katzen zu erwarten. Man könnte nun die erwähnten geringeren Grössenver-

hältnisse jener Gliazellen allein für eine weiter fortgeschrittene Altersumwandlung zu halten geneigt sein, die man in dem Maasse bei den Säugethieren zu beobachten nicht genügende Gelegenheit hat. Zum Theil ist dies ja auch natürlich richtig. Aber meine Untersuchungen ergeben doch, dass auch unabhängig von den Altersunterschieden quantitative Differenzen der Stützelemente in der angegebenen Weise stattfinden. In der Rinde des kleinen Gehirns ist dies sogar in auffallender Weise zu beobachten. Denn während das Stützgerüst der äussersten, der sogenannten „molekulären" Lage der Kleinhirnrinde beim Igel, dessen Körper überhaupt ausserordentlich grosse und deutliche Gewebselemente besitzt, recht deutliche, wenn auch immerhin zarte und nicht sehr grosse Zellen aufweist, sehen wir diese schon bei den höchststehenden Säugethieren sehr viel feiner und von entschieden kleineren Dimensionen gebildet. Ja, es ist bei der dichtgedrängten Zusammenfügung des Glianetzes an dieser Stelle und dem mächtig entwickelten nervösen Fibrillennetz in den Lücken desselben ganz ungemein schwer, das erstere und besonders seine zelligen Elemente in den Präparaten deutlich zu machen. Und der Litteratur nach zu urtheilen ist dies offenbar den Forschern bisher überhaupt nicht gelungen. Mir ist es bei einigen wenigen Präparaten, so z. B. vom Katzengehirn geglückt. Das zierliche enggeflochtene Netzwerk mit den kleinen Zellen in den Knotenpunkten würde uns, wenn wir es nicht sonst schon wüssten, recht klar machen, wie man zu der Benennung „molekuläre" Schicht und zu der Annahme kleiner Molekel in ihr gekommen ist. Die Knotenpunkte, zum Theil auch nur die glänzenden punktförmigen Durchschnitte der Fasern dieses Gliagerüstes, geben jener Hirnpartie ein granulirtes oder eben molekeläres Aussehen. Gelang mir nun aber bei einem Raubsäugethier die Darstellung der Gliazellen und des von ihnen gebildeten Netzes in der äussersten Rinde des Cerebellums, so konnte ich dies trotz aller angewandten Mühe beim Affen oder gar beim Menschen nicht fertig bringen. Ich erkannte deutlich genug in den verschiedensten Präparaten, dass die Anordnung die gleiche ist. Die Gliazellen waren aber offenbar so klein und besonders so zart, dass die Tinction sie nicht deutlich genug zwischen den andern Gewebselementen hervorhob.

Wieder sehr abweichend von den soeben geschilderten sind die Formen, welche die Gliazellen in der grauen Rinde des Gross-

hirns, zumal der äussersten Schichten annehmen. Sie verlieren zum Theil in der bekannten Weise ihre Kerne bei dem Process der Verhornung, so dass man auch hier unmittelbar nebeneinander Zellen mit schönen grossen Kernen und solche, in denen diese undeutlich oder ganz verschwunden sind, beobachten kann. Doch werden die Kerne hierbei nicht kleiner und kleiner, wie wir es bei dem analogen Process im Rückenmark sahen, wo sie ordentlich verkrüppeln, ehe sie verschwinden, sondern sie behalten ihre bedeutende Grösse bei, verlieren aber allmählich mehr und mehr die Schärfe ihrer Contour; ihre Grenzen sind nicht mehr so deutlich zu erkennen; sie machen im gefärbten Präparat nicht mehr den Eindruck eines eignen stark differenzirten Zelltheiles, sondern scheinen nur eine verdichtete Centralmasse des Zellleibes, ein dunkler Fleck in der helleren Peripherie zu sein. Man trifft dann wieder, wie ich das vom Rückenmark schon beschrieb, Stadien, in denen die Tinction mit Ammoniak-Carmin gar keinen Kern mehr in der Zelle hervorhebt, während die besseren Kernfärbemittel ihn noch als matten Fleck kenntlich machen; endlich daneben Zellen, in denen auch die letzteren keine Spur des Kernes mehr hervorzaubern können. Alle diese Momente des fortschreitenden Verhornungsprocesses sind, von ganz jungen und ganz alten Individuen abgesehen, dicht nebeneinander zu constatiren. Haben wir nun aber in diesem Kern-Schwund das überall im Centralnervensystem beobachtete Princip nur in besonderer Form, so bemerken wir doch an den Stützzellen der äussern Lagen der Grosshinrinde noch etwas Anderes. Der Zellleib nämlich und ebenso der Kern, wenn er in jenem aufzugehen beginnt, bekommen ein sehr stark gekörntes Aussehen; sie werden granulirt. Während wir im Allgemeinen sahen, dass die Stützzellen durch die Verhornung recht homogen, glashell durchsichtig werden, zeigt sich hier das Gegentheil. Ich bin der Ansicht, dass diese kleinen Körnchen der optische Ausdruck eines sehr feinen Netzwerkes sind, doch gelang es mir leider bisher noch nicht dies zu erkennen oder gar durch die Tinction darzustellen. Da ich später bei Gelegenheit der Betrachtung der Stützsubstanz des grossen Gehirns noch einmal auf diese Zellen zurückkommen muss, so kann ich mich hier mit dem Gesagten begnügen. (Fig. 19a (s. Thl. II) giebt ein naturgetreues, bei sehr starker Vergrösserung gezeichnetes Bild einiger solcher Zellen aus der äussersten Lage der grauen Hirnrinde des Schafes.)

Die in der beschriebenen Weise zusammengesetzte Stützsubstanz bildet nun das Gerüst, in welchem die nervösen Elemente eingelagert und durch welches sie gegen die Umgebung geschützt sind. Ueberall im Centralnervensystem finden wir die Stützsubstanz vor, kein noch so kleines Fleckchen ist zu finden, das derselben entbehrte. Und die Art und Weise der Verwendung ist der Hauptsache nach überall dieselbe, wenn auch in Bezug auf die Einzelheiten die Verschiedenheiten gross genug sind. Stets bilden die Neurogliazellen und ihre Ausläufer Netze, in deren Lücken entweder die Grundsubstanz allein eingelagert ist oder zusammen mit den nervösen Elementen, oder in denen drittens auch die letzteren allein, ohne Grundsubstanz liegen können. Die Zellnetze hängen durch das ganze Centralnervensystem mit einander zusammen. Nirgends ist ein Abschluss des Gerüstes im Innern zu finden und die Ausläufer der aus den verschiedenartigsten Gliazellen zusammengesetzten Netze gehen in einander über. Die starken, grossen, verhornten Zellen verbinden sich mit den zarten, kleinen, weichen; die mit verkümmertem Kern anastomosiren mit jenen, welche fast nur aus einem Kern bestehen; die Netze der weissen Substanz hängen mit denen der grauen, die eines Hirntheils mit jenen der andern zusammen. Zunächst wird überall eine Hülle aus Stützsubstanz gewebt, welche das ganze Centralorgan aussen umgiebt und die innere Substanz von der pia mater scheidet. Ich nenne diese äussere eigne Bedeckung des Centralnervensystems, welche im Gegensatz zu den bindegewebigen Schutzhäuten steht, **Gliahülle**. Sie ist in ihrem regelmässigen Vorhandensein und in ihrer allgemeinen Ausbreitung über das ganze Organ bisher nicht erkannt und gewürdigt worden, wenn man sie auch da, wo sie am dicksten und deutlichsten ist, nämlich am Rückenmark, unter verschiedenen Namen beschrieben oder wenigstens angeführt hat. In der medulla oblongata wird diese Gliahülle etwas unregelmässig, indem sie an verschiedenen Stellen in einer später noch genauer zu beschreibenden Weise von den Nervenfaserzügen des stratum zonale Arnoldi unterbrochen und auseinander gerissen wird, während diese die Oberfläche einnehmen. Im Uebrigen aber ist die Gliahülle ohne Unterbrechung und ist ohne Ausnahme da zu finden, wo die Pia die Oberfläche bedeckt. Ihre Dicke freilich, die Form und Grösse ihrer Zellen und vieles Andere ist in den verschiedenen Theilen des Centralnervensystems

sehr abweichend und muss in der Folge in den einzelnen Abschnitten genauer geschildert werden.

Die Aufgabe der Gliahülle ist eine doppelte. Einmal dient sie zur Herstellung der höchst eigenthümlichen Verbindung der Oberfläche des nervösen Organs und der Pia und zur Bildung des überall zwischen beiden vorhandenen schmalen Lymphraumes, — Verhältnisse, auf die ich an dieser Stelle nicht weiter eingehe, da ich sie später genau besprechen werde. Ferner dient die Gliahülle offenbar als schützende Bedeckung für die inneren Parthien und als einer der Hauptstützpunkte für das Flechtwerk der Neuroglia. Mit ihr verknüpfen sich die Ausläufer der benachbarten Stützzellen, von ihr aber gehen auch stärkere Fasern und Balken weit in das Innere des Centralorgans hinein, um in grösserer Entfernung vom Beginn mit der dortigen Neuroglia sich verbindend zu enden. Die Art, wie diese gröberen Balken des Stützgeflechtes gebildet werden, ist sehr verschieden. Der Zweck derselben ist aber der gleiche: sie sollen den Parthien, die sie durchziehen, eine grössere Festigkeit und Elasticität gewähren; zum Theil dienen daneben die zusammengesetzten Balken als Träger der Blutgefässe. Von der Beschaffenheit der Gliahülle selbst hängt auch die Form der von ihr in das Innere ziehenden Fortsätze ab. Da ich weiter unten auf diese Verhältnisse genauer eingehen muss, kann ich mich hier mit einer kurzen Andeutung begnügen. Wenn, wie dies im Rückenmark und in der medulla oblongata der Fall ist, die Gliahülle aus unendlich vielen mit einander geflechtartig verbundenen Zellen, denen Grundsubstanz zwischengelagert ist, besteht, so gehen auch ebenso zusammengesetzte stärkere und feinere Balken, die meistens ein Blutgefäss umschliessen, in das Innere. Daneben zweigen sich auch sehr häufig aussergewöhnlich lange Ausläufer der Gliazellen der Hülle ab, treten zu mehr oder weniger eng verbundenen Gruppen zusammen und laufen, ohne dass sich ihnen neue Gliazellen anschliessen, eine Strecke in das Innere, um allmählich auseinanderzustrahlen und nach einiger Verästelung oder auch ohne diese mit dem eignen Gliagerüst des betreffenden Ortes sich zu verbinden. Natürlich bleiben diese Stützbalken stets viel kürzer als die ersterwähnten. Sie sind besonders häufig im verlängerten Mark. Besteht nun aber die Gliahülle nur aus einzelnen grossen und stark verhornten Zellen, womöglich ohne Einlagerung von Grundsubstanz, so gehen

auch nur einzelne, aber sehr kräftig entwickelte Zellfortsätze in das Innere des Centralorgans, um der gewöhnlich ziemlich zart gebildeten Gerüstsubstanz der nächstinneren Parthieen einen grösseren Halt zu geben. Meine vergleichenden Untersuchungen lehren mir, dass im Allgemeinen die Gliahülle und die von ihr ausgehenden Fortsätze bei niedern Wirbelthieren stärker entwickelt sind als bei den höheren[1]). Die von jenen Fortsätzen im Innern sich abzweigenden Theilfasern haben an vielen Stellen ein bedeutendes Uebergewicht über die den einzelnen Parthien besonders zukommenden und in ihnen aus Zellen entstehenden Gliafasern; ja sie können dieselben sogar ersetzen. So findet man z. B. in der weissen Substanz mancher Reptilien, Amphibien und Fische viel weniger Gliazellen als bei den Säugethieren, und das durchaus nicht gering entwickelte Faserwerk der Gerüstsubstanz, welches die einzelnen Nervenfasern von einander trennt, nimmt seinen Ursprung hauptsächlich aus der Gliahülle und den mit dieser zusammenhängenden Stützbalken. Ein höchst interessantes Beispiel für diese Einrichtung gewährt das Rückenmark des Hechtes. Schon die Zupfpräparate machen uns auf die ausserordentlich grossen Stützzellen aufmerksam, welche man aus den peripherischen Theilen des Rückenmarkes dieses Fisches isoliren kann. Feine Querschnitte gewähren uns nun einen deutlichen Ueberblick über die Verhältnisse der Neuroglia. In der Fig. 10 ist ein Segment eines solchen Schnittes ganz naturgetreu dargestellt, nur wurden der Einfachheit halber die Querschnitte der Nervenfasern nicht eingezeichnet. Die unmittelbar innerhalb der pia mater (Fig. 10 a) liegende Gliahülle wird aus sehr grossen gewaltigen Zellen und deren langen Ausläufern gebildet. Die Zellen liegen in kleinen Gruppen (Fig. 9) eng beisammen. Im Querschnitt findet man zwei bis vier, kaum mehr zu einer Gruppe vereinigt; auch in der Längsrichtung, d. h. parallel mit der Längsaxe des Markes zählt man ungefähr drei Zellen in einer Gruppe nebeneinander geordnet, so dass eine solche also in Wirklichkeit aus ungefähr zehn Zellen besteht. Diese, welche, wie schon oben erwähnt, sehr stark verhornt aussehen und mit Ammoniak-Carmin behandelt niemals, mit Alaun-Carmin gefärbt selten und dann nur undeutlich und verwaschen einen Kern

1) Eine Ausnahme macht aber die Gliahülle des grossen Gehirns, welche beim Menschen ausserordentlich viel stärker ist als bei den Thieren.

aufweisen, sind durch zwischen ihnen eingelagerte Grundsubstanz so innig vereint, dass man nur mit Mühe und bei stärkerer Vergrösserung ihre Grenzen gegen einander erkennen kann. Sie senden einige lange und starke Ausläufer parallel mit der Oberfläche des Markes und zwar ganz hauptsächlich in der Richtung des Querschnittes, weniger nach der Längsrichtung hin und schräg; doch kommen auch solche vor zur Verbindung der in verschiedenen Längsebenen liegenden Zellgruppen. Die quer verlaufenden verbinden die in gewissen, ziemlich regelmässigen Abständen liegenden Zellgruppen derselben Längsebene. So besteht hier die Gliahülle aus kleinen knotenartigen aus Zellen bestehenden Anschwellungen und einer meistens sehr dünnen Faserhaut zwischen diesen. Nach innen, nach der weissen Substanz hin verjüngen sich die grossen Zellen der Gliahülle etwas und gehen an der Spitze in einige wenige starke Fortsätze über, welche geradeaus durch die weisse Substanz hindurch nach der grauen hin laufen. Dabei legen sich alle Spitzenfortsätze der verschiedenen Zellen einer Gruppe so innig an einander, dass man bei flüchtiger Beobachtung glaubt, sie wären mit einander verschmolzen. Dies ist aber nicht der Fall, sie lassen sich durch die Isolirnadeln auseinanderzerren; auch sieht man bei Anwendung starker Vergrösserungen minimale Zwischenräume zwischen den dicht aneinander gedrängten Fasern. (In Fig. 9 ist eine Gruppe solcher Zellen bei stärkerer Vergrösserung gezeichnet, b sind die Basalfortsätze, welche die Gliahülle vervollständigen und bei a sieht man die Spitzenfortsätze, die hier durch die Präparation leicht auseinander gezogen sind, zu einem Balken vereinigt. Die topographische Anordnung wird aus Fig. 10 ohne Weiteres klar. In den Querschnitten erscheinen die Zellen meistens dreieckig, man muss aber bedenken, dass sie auch in der Längsaxe des Markes einen nicht unbedeutenden Umfang besitzen und dass ihre Gestalt dadurch wesentlich modificirt werden kann. Die ganz isolirte Zelle, welche die Fig. 8 darstellt, wird wohl in situ eine ähnliche Anordnung gehabt haben, wie die rechte Zelle der Fig. 9, so dass sie an dem einen Pol Fortsätze der Gliahülle, an dem andern die in das Innere führenden abgiebt.) Von den starken aus der Gliahülle entstehenden Balken zweigen sich nun in der weissen Substanz fortwährend Fasern ab, um die Scheiden der Nervenfasern bilden zu helfen. Sie werden dabei von überall zerstreuten sehr kleinen spindelförmigen Gliazellen

und deren sparsamen Ausläufern unterstützt. Verhältnissmässig noch sehr stark gelangen die Balken zur grauen Substanz, in der sie dann auseinander strahlen, um die Grundlage ihres Stützgerüstes zu bilden. Auch hier kommt dann noch ein zarteres Flechtwerk durch die eignen kleinen Gliazellen der grauen Substanz zu Stande.

Ich habe mich länger bei dieser Anordnung der Glia im Rückenmark des Hechtes aufgehalten, obgleich ich ja sonst möglichst wenig auf die Verschiedenheiten derselben bei den verschiedenen Wirbelthieren eingehen wollte, um diese Arbeit nicht ins Endlose auszudehnen. Diese abweichende Art aber, das Gerüst des Centralorgans zu bilden, erscheint mir sehr interessant und zwar um so mehr, als die oben erwähnten Spuren dieses Systems auch bei höheren Thieren vorkommen. Höchst auffallend ist die ausserordentliche Entfernung, bis zu welcher die Gliazellen mittelst ihrer Ausläufer an dem Aufbau der Gerüstsubstanz theilnehmen können. Die Länge der Fortsätze dieser grossen Zellen der Gliahülle beim Hecht beträgt oft mehr als die Hälfte des Durchmessers des Rückenmarkes[1]).

Die Stützsubstanz findet eben so wie nach aussen in der Gliahülle nach innen in der Umhüllung der centralen Höhlen einen Abschluss. Bekanntlich sind die Centralorgane des Nervensystems im Innern von einem zusammenhängenden System von Hohlräumen, den verschiedenen Ventrikeln und dem Centralcanal durchzogen. Diese nun sind in ihrer ganzen Ausdehnung von dicken Lagen unvermischter Neuroglia vollkommen umschlossen; eine Lücke ist nirgends zu finden. Ueberall besteht diese Auskleidung der centralen Hohlräume aus dichten Netzen von Gliazellen, in deren Lücken nur die Grundsubstanz eingelagert ist. Nervöse Elemente verlieren sich höchstens ausnahmsweise in diese Schichte hinein. Für gewöhnlich finden wir den eben erwähnten einfachen Bau derselben, der nur dadurch etwas weniger klar wird, dass die Ausläufer der Zellen oft eine sehr grosse Länge besitzen und sich nicht mit den benachbarten, sondern mit weiter entfernt liegenden verbinden. Dabei laufen sie natürlich nicht in einer Ebene, sondern nach allen Richtungen. So findet man in den Schnitten durch diese Parthieen ausser den Zellnetzen und der Grundsub-

---

1) Noch klarer liegen die Verhältnisse bei Haifischen urd Rochen.

stanz zahlreiche punktförmige Querschnitte von Ausläufern, welche die Reinheit der Grundsubstanz trüben, ganz besonders gern aber dicht an den Zellen und an den im Schnitt horizontal verlaufenden Fortsätzen liegen. Sie sind es, welche manche Forscher verleitet haben, von dem „granulirten Gewebe“ der substantia gelatinosa centralis des Rückenmarks und ähnlicher Parthieen zu sprechen[1]). Nach innen findet dies Stützgewebe seinen Abschluss gegen den Hohlraum des Ventrikels durch eine Lage epithelartig angeordneter Zellen, welche mit dem Netzwerk durch Fortsätze in Verbindung stehen. Die Form dieser Epithelzellen ist, wie bekannt, nach den Oertlichkeiten verschieden. Es giebt da im Rückenmark die schönsten Flimmerbesatz tragenden Cylinderzellen, es giebt in den Gehirnventrikeln viel flachere Zellen, die keine Flimmerhärchen haben und zu den Pflasterepithelien gerechnet werden müssen. Ich brauche auf diese Verhältnisse hier nicht näher einzugehen. Alle diese Epithelzellen aber, welche Form sie auch immer haben mögen, stehen durch ihre basalen Ausläufer mit den Gliazellen der äusseren Schichten in inniger Verbindung. Auch sind sie ja, wie wir früher bei der Betrachtung der Entwicklung dieser Elemente sahen, nichts anderes als metamorphisirte Gliazellen. Ihre Fortsätze können schon in der nächsten Lage ihr Ende finden, indem sie sich meistens verästeln und dann mit den Fäden des dortigen Stützgeflechtes verbinden. Sie können aber auch, — und wir werden hierauf bei der Besprechung der einzelnen Gegenden noch zurückkommen — eine lange Strecke ungetheilt verlaufen, ehe sie sich mit den Gliaelementen weit von den Zellen gelegener Theile verbinden. Ganz besondere Verhältnisse werden wir in dem Commissurentheil des Rückenmarkes finden. Zwischen den sich verjüngenden basalen Enden der Ventrikel — Epithelzellen sind sehr zahlreiche kleine rundliche Zellen eingefügt. Sie haben ganz verschiedene Grössen, sind aber stets kleiner als die Hauptzellen, zwischen denen sie liegen. Sind sie sehr klein, so haben sie auch eine ganz rundliche Gestalt, werden sie grösser, so suchen sie die Form der Epithelien anzunehmen, zwischen denen sie liegen. Nach aussen hin senden die ein wenig

---

1) Besonders sind es Henle und Merkel in der oben citirten Arbeit, und Henle in seinem Handbuch der Anatomie des Menschen.

ansehnlicheren auch schon Fortsätze, welche sich wie die der benachbarten Epithelien verhalten. Wir haben es hier mit Ersatzzellen zu thun, auf die man wenig aufmerksam geworden ist und die doch überall im ganzen Ventrikelepithel des Centralnervensystems häufig genug zu finden sind. Das eben nicht seltene Vorkommen dieser Ersatzzellen weist darauf hin, dass die Epithelien hier und da zu Grunde gehen und durch neue ersetzt werden können. In der That beweisen uns dies die Befunde bei Mensch und Thier, besonders bei ersterem. Einmal finden sich im Centralcanal, wohin endlich auch die im Liquor suspendirten kleinen Theilchen der übrigen Ventrikel hinabbefördert werden, allerhand abgestossene Zellen und Zellreste. Ja diese können so massenhaft vorhanden sein, dass sie nach dem Tode in dem geronnenen Liquor eingebettet ein Gewebe vortäuschen und den Hohlraum sogar ganz verstopfen können. Doch soll hiermit nicht behauptet werden, dass nicht auch wirkliche Wucherungen vorkommen können, welche den Centralcanal des Rückenmarks unwegsam machen. Diese, bei älteren Menschen und manchen Thieren nicht selten, gehen entweder von dem Epithel selbst, viel häufiger aber von dem um dieses herumlagernden Gliagewebe aus, wobei dann die Epithelien einfach bei Seite geschoben werden und degeneriren.

Ich habe oben darauf aufmerksam gemacht, dass von der äusseren Gliahülle verschiedene stärkere Fortsätze zusammengesetzter oder einfacher Art ausgehen, um sich an der Bildung der Gerüstsubstanz der benachbarten inneren Gegenden zu betheiligen. Auch von der centralen Auskleidung der Ventrikel entwickeln sich stellenweise Balken oder starke Fortsätze, welche nach aussen laufen. Im Rückenmark habe ich derartiges nicht beobachten können. Zwar gehen auch hier zahlreiche Fortsätze aus der centralen Gerüstsubstanz in die Umgebung, aber sie fügen sich nicht zu stärkeren Balken aneinander. Viel mehr ist dies schon in der medulla oblongata der Fall. Auffallender aber finde ich diese Erscheinung in der Umgebung der Hirnventrikel ausgebildet. Ich konnte sie des Genaueren am besten in dem mächtig entwickelten bulbus olfactorius des Igels studiren. Man sieht hier den Ventrikel von einer ganz ausserordentlich starken Lage Gerüstsubstanz umgeben. Die sehr grossen Zellen derselben senden ihre Fortsätze zum Theil in der gewöhnlichen Weise zu andern benachbarten, um sich mit ihnen zu verbinden, zum Theil aber schicken sie die-

selben in radiärer Richtung nach aussen. Von diesen gleich von vorneherein gut entwickelten Ausläufern legen sich sehr bald eine gewisse Zahl, etwa drei bis zwanzig dicht aneinder, um eine sehr starke Faser zu bilden. Diese läuft nun in radiärer Richtung weiter nach aussen in die benachbarte Schicht, welche aus weisser Substanz besteht, hinein; manche enden in ihr, andere durchkreuzen sie, ohne sich zu theilen und erreichen die nächstfolgende Körnerschicht. In der ersteren oder in der letzteren Gegend nun zerfasert sich der starke Faden ganz plötzlich und zerfällt wieder in eine Anzahl Einzelfäden, welche divergirend auseinanderstrahlen, um nach längerem oder kürzerem Einzelverlauf sich mit den Gliazellen oder dem Netzwerk ihrer Ausläufer in dieser Gegend zu verbinden. Ob hierbei noch secundäre Theilungen vorkommen d. h. ob nach dem Auseinanderstrahlen in einzelne Fasern diese sich noch weiter verästeln können, habe ich nicht mit Sicherheit entscheiden können. Ebenso wenig vermochte ich festzustellen, ob die Zahl der Endfasern mit der Anzahl der in der centralen Stützsubstanz zusammentretenden Fäden übereinstimmt. Ja es gelang mir trotz grosser, auf diesen Punkt verwandter Mühe nicht zu erforschen, ob die zu einem Balken zusammentretenden Ausläufer der Gliazellen mit einander verschmelzen oder sich nur sehr fest und innig an einander legen. Ich möchte an das Erstere, an eine Verschmelzung glauben, da ich niemals auch nur die leiseste Spur einer Zusammensetzung fand; nie zeigte sich die Andeutung einer fibrillären Structur; die starken Fäden hatten ein durchaus glashelles, structurloses Aussehen, ganz genau so, wie die einzelnen Gliafortsätze. Auch konnte ich trotz vieler Versuche die isolirten starken Fäden nicht mit den Nadeln zerfasern; sie brachen stets in der Quere, niemals spalteten sie sich der Länge nach, was doch wohl hier und da geschehen wäre, wenn sie nicht zu einem untrennbaren Ganzen verschmolzen wären. Dennoch will ich dies mit absoluter Gewissheit nicht behaupten. Die Stärke ebenso wie die Länge der Balken wechselt sehr, die erstere beträgt durchschnittlich etwa 0,01—0,015 mm, die letztere kann 0,3 mm erreichen. Ihre Zahl ist in dem bulbus olfactorius des Igels eine ganz ungeheuer grosse. Sie geben der Innenparthie desselben ein eigenthümliches Aussehen und erregen sofort die Aufmerksamkeit des Beschauers. In den Innenparthieen des übrigen Gehirns um die Ventrikel herum sind diese Bildungen bei dem gleichen Geschöpf

ebenfalls deutlich genug entwickelt haben aber nirgends eine ähnliche Entwicklung wie an dem erwähnten Ort. So habe ich auch bei den übrigen Säugethieren, die ich darauf hin untersuchte, ähnliche zusammengesetzte Stützfasern gefunden, welche aus der centralen Auskleidung der Ventrikel sich hervorbildeten und nach aussen in die benachbarten Parthieen ausstrahlten; doch sah ich sie nirgends wieder in so auffallender Menge wie an der erwähnten Stelle.

Ausserhalb der eigentlichen überall in ziemlich regelmässiger Weise ausgebildeten Auskleidung der centralen Hohlräume befinden sich noch andere, sehr verschieden entwickelte Anhäufungen von Neuroglia, die theilweise eine verhältnissmässig gewaltige Entwicklung erreichen und auch sehr schön ausgebildete Elemente besitzen. Besonders am Boden des vierten Ventrikels kommen solche Massen von Stützsubstanz ohne nervöse Elemente vor. In ihnen findet man die grössten und schönsten kernarmen Gliazellen. Fig. 5 z. B. stellt eine ihnen entnommene Zelle dar.

Zwischen den geschilderten Anhäufungen der Neuroglia, der äusseren Gliahülle und der inneren Auskleidung des centralen Höhlensystems und endlich dem gröberen Balkenwerk der innern Stützsubstanz ist das feinere Geflecht derselben ausgebreitet. Nicht aber liegt dies etwa locker und unverbunden innerhalb jener, sondern es ist auf das Innigste und überall mit ihnen verbunden.

Sie ist natürlich hinsichtlich der Form und der Anordnung der Elemente sehr verschieden, je nachdem sie das Gerüst der grauen oder der weissen Substanz bildet. Aber auch in der ersteren sind die Verhältnisse in den verschiedenen Theilen des Centralorgans so von einander abweichend, dass hier eine gemeinsame und allgemeine Beschreibung nicht am Platz sein würde. Ich muss weiter unten genauer auf die Besonderheiten der Stützsubstanz in den einzelnen grauen Parthieen des Centralnervensystems eingehen und kann hier nur kurz erwähnen, dass überall die Gliazellen ein dichtes Netzwerk bilden, indem ihre nach allen Seiten hin strebenden Ausläufer sich mit einander verbinden. Die Grösse und Consistenz der Zellen sind den Eigenthümlichkeiten jeder Gegend entsprechend, doch ist im Allgemeinen zu behaupten, dass die Festigkeit der Gliazellen im umgekehrten Verhältniss zu der der Nervenzellen steht.

Denn diese sind durchaus nicht gleich consistent und nicht

in gleicher Weise widerstandsfähig gegen mechanische und chemische Angriffe. Was den Nervenzellen abgeht, ersetzen die zu ihrem Schutz angelegten Gliazellen. Um Beispiele anzuführen: sehr zart und leicht zu zerstören sind z. B. die Nervenzellen der Körnerschichte des Kleinhirns und ebenso gewisse Nervenzellen der Grosshirnrinde, darunter die grossen dichtgedrängten des Ammonshorns. Es ist schwer, sie mit den bekannten Hülfsmitteln unversehrt zu isoliren. Nicht nur lösen sich ihre Fortsätze ungemein leicht ab, sondern auch die Zellleiber fallen viel eher auseinander als bei andern Nervenzellen, so dass man von einigen derselben immer nur die Kerne bei der Isolation erhält. Sehr deutlich erkennt man auch in gefärbten Durchschnitten des gehärteten Centralnervensystems, dass diese nervösen Zellen sehr weich, zart und leicht zerstörbar, jene viel fester, derber und widerstandsfähiger sind. Die Art und Weise, wie sie beim Erhärten schrumpfen und Retractionslücken bilden, der Höhegrad dieses Vorgangs, die Art sich zu färben, ja am meisten einfach das Aussehen, welches das Zellprotoplasma bei stärkerer Vergrösserung gewährt, sind neben manchen andern characteristischen Erscheinungen die Kennzeichen, welche zur Prüfung der Consistenz des Zellprotoplasmas dienen können. Wie gross in dieser Hinsicht der Unterschied zwischen den verschiedenen Nervenzellen ist, zeigen uns z. B. gute Schnittpräparate eines Gehirns, das erst längere Zeit, vielleicht 24 Stunden nach dem Tode in die erhärtende Flüssigkeit gelegt wurde, da hier die zarteren Nervenzellen bis auf den Kern ganz zerfallen sein können; ein feinkörniger Detritus, welcher den angewandten Farbstoff gar nicht aufgenommen hat, lagert um den gut erhaltenen Kern herum: während die derberen Nervenzellen in schöner Färbung und gut erhalten sich präsentiren. Es ist hier nicht der Ort genauer auf diese Verhältnisse einzugehen. Sie sind interessant genug, aber nicht so ganz einfach; schon deshalb nicht, weil offenbar die Nervenzellen je nach ihrem Functionszustand ihre Consistenz etwas wechseln. Es sollten hier diese Thatsachen, die ja bisher so gut wie gar nicht von den Forschern berücksichtigt wurden, nur in so weit beleuchtet werden, als sie für das Verständniss der Gliaverhältnisse von Wichtigkeit sind[1]).

---

1) Ich hatte schon früher Gelegenheit, auf diese ungemein verschiedenartige Consistenz der Nervenzellen hinzuweisen. (In dem im Anfang

Wie schon oben erwähnt wurde, werden die zarteren Nervenzellen von derberen Gliazellen umschlossen und umgekehrt. So z. B. sind die Stützzellen, welche das die verhältnissmässig sehr festen Nervenzellen des Rückenmarks umspinnende Flechtwerk bilden, durchweg zu den feineren gehörig. Wir finden hier zum Theil die als eigne Form beschriebenen Gliazellen, welche nur aus einem grossen Kern und sehr zarten Fortsätzen bestehen oder wenigstens einen im Verhältniss zum Kern verschwindenden Zellleib besitzen. Und betrachten wir dagegen die Elemente des Neurogliageflechtes, welches z. B. die Nervenzellen der sogenannten Körnerschicht des kleinen Gehirns (Fig. 21) oder gewisse nervöse Zellen des Ammonshorns (Fig. 20) umgiebt, so sehen wir derbe, grosse, mit kräftigen Ausläufern versehene Gliazellen, in denen Kerne entweder gar nicht oder mit Mühe als unbedeutende und nicht sonderlich scharf contourirte Gebilde nachgewiesen werden können. Das characteristische, glashelle Aussehen des Zellleibes lässt auf eine fortgeschrittene Verhornung schliessen, wofür auch die grössere Widerstandsfähigkeit dieser Zellen spricht.

Auch die Dichte des Gliageflechtes, welches die Nervenzellen schützend umgiebt, scheint an verschiedenen Punkten des Centralorgans sehr verschieden zu sein. Allerdings kann ich hier höchstens sagen: „Es scheint." Denn, da man die Verhältnisse nach möglichst dünnen Schnitten, in denen die Zellen nicht in ihrem ganzen Umfang, sondern nur feine von ihnen abgetragene Scheiben enthalten sind, beurtheilen muss, kann man auch aus den geringen im Präparat sich zeigenden Bruchstücken des Gliageflechtes nur einen zweifelhaften Schluss ziehen. Am günstigsten gestaltet sich das Bild, wenn der Schnitt eine grössere Nervenzelle so getroffen hat, dass ein umfangreicher von Glia umsponnener Theil der Oberfläche sichtbar wird. Um das einhüllende Geflecht der grossen Nervenzellen herzustellen, vereinigen sich eine gewisse Anzahl von Gliazellen und bilden vermittelst eines Theiles ihrer Ausläufer ein korbartiges, die Nervenzelle genau umschliessendes Gerüst, während ihre übrigen Fortsätze die Verbindung mit dem Glianetz der Umgebung bewirken. Die kleineren Nervenzellen dagegen liegen einfach in den Maschen der gleichmässig ausgebildeten Ge-

---

dieser Arbeit erwähnten Vortrag.) Ich werde bald in einer andern Arbeit genauer auf sie eingehen können.

rüstsubstanz, ohne dass eigne, ihnen besonders angehörige Gliazellen sie umschliessen. So kommt es häufig genug vor — die Körnerschichten an verschiedenen Stellen des Gehirns sind die besten Beispiele hiefür — dass in einer Parthie mehr Nerven- als Gliazellen zu finden sind. Das in Figur 21 dargestellte Stützgerüst der Kleinhirnrinde des Igels macht diess Verhältnisse klar; freilich muss man bei der Betrachtung stets im Auge behalten, dass die Zeichnung nach einem ungemein feinen Schnitt gefertigt ist, welcher nur eine einzige Ebene darstellt. In der Lage b sind die Fragmente von drei Körben vorhanden, welche je eine Purkiny'sche Zelle umschloss. Den ganzen Korb hat man sich etwa aus drei bis höchstens fünf Gliazellen mit den dazu gehörigen Ausläufern bestehend zu denken. Die Lage c ist ein Theil des Gerüstes der Körnerschicht. Die Maschen hat man sich zum grossen Theil durch dichtgedrängte kleine Nervenzellen ausgefüllt vorzustellen. Es leuchtet ein, dass sehr viele von diesen nur von Gliafasern umsponnen sein können, ohne mit den Körpern der zugehörigen Stützzellen in Berührung zu kommen.

Um nun aber zu verstehen, wie die Nervenzellen trotzdem sie zuweilen, wie z. B. in den erwähnten Körnerschichten, so ausserordentlich dicht gedrängt angeordnet sind, durch die Neuroglia von einander getrennt werden, muss man sich klar machen, dass diese letztere ja nicht aus den Zellen mit ihrem faserigen Anhang allein besteht, sondern auch aus der structurlosen Grundsubstanz. Dieser letzteren kommt ein überaus wichtiger Antheil an dem Aufbau der grauen Substanz des ganzen centralen Nervensystems zu. Wenn auch nicht überall in gleicher quantitativer Entwicklung, vorhanden ist sie überall da, wo dem frischen, unbehandelten Centralorgan eine gewisse graue oder grau-röthliche Färbung zukommt. Ihre Menge hängt von der Entwicklung der übrigen Elemente ab und steht im umgekehrten Verhältniss zu derselben. Je dichter besonders die Nervenzellen liegen, desto weniger Grundsubstanz muss vorhanden sein. An manchen Stellen drängen sich die ersteren derartig aneinander, dass scheinbar nichts als einige sehr zarte Gliafasern zwischen ihnen liegen, dennoch ist hier wie überall zwischen den Zellen etwas von der ganz durchsichtigen, gleichartigen Masse ausgebreitet. Denn sie füllt stets die Maschen des Glianetzes aus, so weit dasselbe nicht von den nervösen Elementen z. B. den Fortsätzen der Nervenzellen eingenommen wird.

So erst wird diese zusammengesetzte Zwischenmasse der nervösen Elemente zu einer vollständigen, durch nichts unterbrochenen Umhüllung derselben. Die Nervenzellen und ihre mannichfach und auf das Reichste verästelten Fortsätze werden stets, so nahe aneinander gedrängt sie auch liegen mögen, durch ein mit Grundsubstanz ganz ausgefülltes Flechtwerk auf das vollkommenste von einander getrennt und gegen die gleichartigen Nachbarelemente isolirt. Nie und an keiner Stelle des ganzen centralen Nervensystems — ich betone dies hier noch einmal ausdrücklich — berühren sich nebeneinander liegende nervöse Theilchen; immer sind sie durch Neuroglia d. h. durch eine physiologisch ausserordentlich verschiedenartige Substanz von einander getrennt.

Das soeben betonte Gesetz hat dieselbe Geltung für die marklosen Nervenfasern, welche bis zu ungeheurer kaum noch erkennbarer Feinheit herunter in der grauen Substanz vorkommen und sogar an verschiedenen Stellen einen Haupttheil derselben ausmachen. Auch sie sind, mögen sie zu den allerzartesten Fasern unseres Körpers überhaupt gehören, oder mögen sie jene oft ziemlich derben Fäden sein, welche als sogenannte Axencylinderfortsätze zu den Nervenzellen treten, um in ihnen zu enden, absolut isolirt. Aber ein wichtiger Unterschied ist den Zellen gegenüber zu constatiren. Die umhüllende und trennende Masse der Nervenfibrillen kann nur Grundsubstanz sein, es ist durchaus nicht erforderlich, dass die faserigen Elemente der Neuroglia das Gerüst der Hülle bilden, wie wir es bei den Zellen sehen, ja dies Verhalten muss sogar als ein ausnahmsweises und nur hier und da stärkeren marklosen Nervenfasern zukommendes angesehen werden. Im Allgemeinen bilden zarte Gliazellen und deren feinverzweigte Ausläufer für die Stellen, in denen die Nervenfibrillen sich befinden, ein Stützgerüst, ein Netzwerk, dessen Maschen nicht direct von diesen Fibrillen, sondern zunächst von Grundsubstanz erfüllt sind. In dieser dann eingebettet und von ihr rings umgeben verlaufen die Nervenfäden. Vergleicht man dies Verhalten mit dem der markhaltigen Nervenfasern, wie ich es weiter unten genauer beschreiben werde, so muss man sagen, dass hier die Grundsubstanz die Markhülle der weissen Nervenfasern vertritt. Ich meine dies nicht nur äusserlich als mechanische Umhüllungsmasse, sondern auch in functioneller Beziehung. Demnach würde die Hauptaufgabe des formlosen Theils der Neuroglia in Beziehung auf die

marklosen Nervenfasern die Ernährung derselben sein; den Ersatz zu liefern für das, was sie während ihrer Thätigkeit an Stoff einbüssen. Die Blutcapillaren reichen, trotzdem sie ein engmaschiges Netz in der grauen Substanz bilden, nicht aus, um die feinen wegen ihrer lebhaften Function einem regen Stoffwechsel unterworfenen Nervenfibrillen direct zu ernähren. Es tritt daher die Grundsubstanz als Vermittlerin ein. Man könnte nun versucht sein, eine gleiche Function derselben auch hinsichtlich der Nervenzellen anzunehmen, die ja doch auch von ihr umgeben sind. Ein genauer Blick auf die thatsächlichen Verhältnisse belehrt uns jedoch, dass sich hier die Dinge anders verhalten müssen. Jede Nervenzelle, mag sie auch noch so klein sein, wird wenigstens eine Capillarschlinge in unmittelbarer Nachbarscheft haben, umfangreichere Zellen aber werden von einem dichten Geflecht feinster Blutgefässe vollkommen umringt. — Dass diese sich stets an die die Zelle umhüllende Neuroglia halten und in ihr eine gewisse Stütze finden, sei hier nebenbei erwähnt. — Es ist also natürlich, dass die Nervenzellen ihr Ernährungsmaterial aus den Capillaren direct beziehen. Hierfür spricht auch der Umstand, dass die Nervenzellen die Umhüllung aus Neuroglia meistens an Masse weit übertreffen. Ausserordentlich wichtig ist für die Zellen sowohl wie auch für die graue Substanz im Allgemeinen die Bildung der Räume und Canäle für den Abfluss der Lymphe. Dieselben sind direct in der Grundsubstanz eingegraben. Sie bilden ein complicirtes quantitativ ungemein reich ausgebildetes System, auf das ich weiter unten genauer eingehen werde.

Ich schilderte soeben das Verhältniss der marklosen Nervenfasern zu der Neuroglia. Das Bild ändert sich jedoch sofort, sobald eine markhaltige Nervenfaser in die graue Substanz eintritt. An manchen Stellen derselben ist dies bekanntlich ein ziemlich häufiges Vorknmmniss und sieht man z. B. in der grauen Substanz des Rückenmarks eine grosse Zahl weisser Nervenfasern nach allen Richtungen hin verlaufen. Diese haben nun stets eine eigne aus den geformten Elementen der Glia gewebte Umhüllung, grade so wie wir es gleich für die Nervenfasern der weissen Substanz kennen lernen werden. Diese Scheide baut sich einmal aus Fasern auf, welche von dem allgemeinen Stützgerüst der Nachbarschaft abstammen, dann aber auch aus eignen Gliazellen und deren Fortsätzen. Ja diese letzteren sind offenbar ausserordentlich zahlreich

und bilden den grösseren Theil der Elemente dieser Hüllen, da man fast an jedem Querschnitt einer stärkeren in der grauen Substanz gelegenen markhaltigen Nervenfaser auch den Körper einer Gliazelle, deren Grösse dem Durchmesser der Faser entspricht, findet. Dieselbe schmiegt sich mit einer concaven Einbuchtung innig der Nervenfaser an und umhüllt so einen nicht unbeträchtlichen Theil des Querschnitts derselben. Die von ihr ausgehenden Fortsätze nehmen, indem sie sich mit andern Gliafasern netzförmig verbinden, ebenfalls Theil an der Bildung der Scheide.

Insoweit konnte ich die Neuroglia der grauen Substanzen gemeinsam schildern. Es wird sich später zeigen, dass den einzelnen Gegenden noch manche Eigenthümlichkeiten zukommen. Ehe ich aber auf die Schilderung derselben eingehe, möchte ich zunächst die Verhältnisse der Neuroglia in der weissen Substanz klar zu machen suchen. Das Verhalten der Stützsubstanz ist in dieser viel gleichmässiger als in der grauen, obschon auch hier im Einzelnen kleine Abweichungen in den verschiedenen Parthieen der Centralorgane vorkommen. Der grösste Unterschied, welcher mir auffiel, war von dem Caliber der Nervenfasern abhängig. Die Verhältnisse gestalten sich anders und sind, wie ich sofort hier hinzufügen will, ungleich schwerer zu erforschen, wenn die weisse Substanz nur aus ganz feinen Nervenfasern besteht, als wenn sie aus stärkeren oder wie es gewöhnlich der Fall ist, aus gemischten Fasern zusammengesetzt ist. Ein gewisser Unterschied wird auch durch die mehr oder minder starke Entwicklung grösserer, aus Neuroglia aufgebauter Balken bedingt. Dieselben erreichen in dem Gehirn nirgends die hohe Bedeutung, welche ihnen im Rückenmark und, wenn auch schon in etwas geringerem Grade, in dem verlängerten Mark zukommt.

Das Hauptprinzip in der Anordnung der Neurogliaelemente der weissen Substanz besteht darin, dass aus ihnen für jede einzelne markhaltige Nervenfaser — und zwar ohne jede Ausnahme — eine eigne Scheide gewebt wird, welche, obgleich die Gliaelemente sich nur zu einem netzförmigen Gewebe, nicht aber zu continuirlichen Häuten vereinen, dieselben vollkommen von einander isoliren. Die einzelnen Nervenfasern sind durch eine möglichst geringe Stützmasse umhüllt. Wir finden zwischen ihnen nur grade so viel davon als zu ihrer vollkommnen Trennung und zu einer ziemlich spärlichen Zu- und Abfuhr des Ernährungsmaterials nothwendig

ist. Doch werden, theils um dem Ganzen eine grössere Festigkeit, einen gewissen Halt zu geben, theils um den Blutgefässen, soweit sie nicht Capillaren sind, als Träger zu dienen[1]), besondere Balken von ausserordentlich verschiedenartiger Stärke aufgebaut. Diese zusammen mit der oben beschriebenen Gliahülle oder in manchen Hirntheilen mit der centralen Auskleidung der Ventrikel bilden das Hauptgerüst der weissen Substanz, an das sich das feinere zwischen den Nervenfasern selber ausgebreitete Netzwerk der Glia anlehnt. Für die Herstellung dieses letzteren sind ganz hauptsächlich die Zellen der Stützsubstanz und ihre Ausläufer verwandt, während die Grundsubstanz nur in geringstem Maasse und nur an bestimmten Stellen für den Aufbau benutzt ist. Von den erwähnten Balken aber ist der bei weitem grösste Theil, wie die Gliahülle, mit der sie überhaupt grosse Aehnlichkeit aufweisen, aus Grundsubstanz und Zellennetzwerk zusammengesetzt.

Wollen wir nun die soeben angedeuteten Verhältnisse der Glia in der weissen Substanz näher studiren, so thun wir gut, uns zunächst nur das Rückenmark darauf hin anzusehen, denn hier ist die Anordnung eine besonders klare und auch besonders typische. Leicht ist es, nach Erkennung der dortigen Verhältnisse diejenigen in der weissen Substanz der übrigen Gegenden der Centralorgane zu begreifen. Nachdem wir ja schon früher die Gliazellen der weissen Substanz durch sorgfältige Isolation im Einzelnen dargestellt und nach allen Richtungen hin studirt haben, erübrigt nun noch zur Erkennung der topographischen Anordnung der Gerüstsubstanz Schnitte durch das erhärtete Mark zu machen und dieselben mit Carmin gefärbt[2]) in bekannter Weise der mikroskopischen Durchforschung zugänglich zu machen. Die vornehmste Belehrung schöpfen wir aus dem Studium der so genau wie nur

1) Auf das nicht ganz einfache Verhältniss der Neuroglia zu dem Gefässsystem muss ich weiter unten des Genaueren eingehen.

2) Die besten und in jeder Hinsicht deutlichsten Präparate erhielt ich immer durch eine sehr vorsichtige Tinction mit Ammoniak-Carmin mit leichter Nachfärbung in Alaun-Carmin, um die Kerne noch hervorzuheben. Mit Bismarckbraun gefärbte Präparate können auch recht deutlich sein. Neuerdings aber habe ich das Glia-Netzwerk, Zellen sowohl wie die Fasern bis in ihre feinsten Verästelungen hinein sehr klar und deutlich durch die Heidenhain'sche Hämatoxylinfärbung erhalten. Besonders eignen sich Längsschnitte sehr für dieselbe.

irgend möglich senkrecht zur Längsaxe angelegten Querschnitte[1]). Doch sind dann Längsschnitte und zwar sowohl in sagittaler wie auch in frontaler Richtung angefertigte, ebenfalls durchaus nothwendig für das Verständniss. Auch sie müssen möglichst mathematisch genau parallel mit der Längsaxe des Markes geführt werden. Deutlich von der horizontalen oder senkrechten Richtung abweichende Schrägschnitte können wohl zum Vergleich und für das Studium ganz besonderer Verhältnisse benutzt werden — immer aber mit grösster Vorsicht, da sie zu allerhand Täuschungen Veranlassung geben können. Ich wiederhole, was ich schon im Beginn dieser Arbeit betonte, nur die allerfeinsten Schnitte, Schnitte von einer Dünne, wie ich sie offen gestanden in andern Sammlungen nie gesehen habe, vermögen uns die Anordnung der Stützsubstanz im richtigen Licht darzustellen. Dickere Schnitte täuschen zu leicht. Es ist ja nicht nothwendig, Segmente, welche den ganzen Umfang des Rückenmarks-Querschnittes umfassen, zu benutzen; kleinere Fragmente, deren topographische Einordnung in das Ganze allerdings genau bekannt sein müssen, genügen vollkommen. Fertigt man nach diesen Grundsätzen Präparate an, womöglich von einem grossen Wiederkäuer, also am besten vom Ochsen — nicht aber vom Kalb, da bei sehr jungen Thieren die Verhältnisse nicht so gut ausgeprägt sind, wie bei älteren, — so wird man das, was ich im Folgenden mittheilen werde, leicht bestätigen können. Bei Wiederkäuern sind die Verhältnisse der Neuroglia klarer und deutlicher zu übersehen als z. B. beim Menschen und besonders als bei Raubthieren. Es hängt dies wohl von der leichteren Tingirbarkeit der Elemente, vielleicht auch noch von andern Gründen ab. Beim Rückenmark des Ochsen ist die ausserordentliche Grössenentwicklung der Nervenfasern sowohl wie auch der Gliaelemente von sehr grossem Vortheil.

Wie unzählige Male ist es unternommen worden, die feineren mikroskopischen Verhältnisse der weissen Substanz des Rückenmarks bildlich darzustellen, aber welch ein Werk ich auch meinen Bücherspinden entnehme, sei es ein Handbuch der Histologie, eine Beschreibung der feineren Verhältnisse des Centralnervensystems oder gar eine monographische Darstellung des Rückenmarks:

---

1) Schräge Querschnitte geben sehr leicht zu Täuschungen Veranlassung. Die Verhältnisse erscheinen verzerrt.

nirgends finde ich eine wirklich naturgetreue Abbildung der feineren Verhältnisse der weissen Substanz des Markes. Freilich, um gerecht zu sein, muss ich hinzusetzen, dass es sich mit der grauen Substanz genau ebenso verhält. Fast alle die vielen Holzschnitte und Lithographien, welche ich kenne, geben die Verhältnisse, wie Quer- oder Längsschnitte sie darbieten, in durchaus schematischer Weise wieder. Die photographischen Bilder, denen man Naturtreue wohl nicht absprechen kann, geben doch nicht die Details wieder, auf die es hier ankommt[1]). Macht aber einmal ein Autor den Versuch, ein Stück von einem Quer- oder Längsschnitt des Markes genau und naturgetreu abzubilden, so misslingt dies Bestreben erst recht. So entsprechen die Bilder der weissen Substanz des Rückenmarks, welche Boll[2]) in der mehrfach erwähnten Arbeit giebt, so wenig der Wirklichkeit, dass ich mir oft Mühe gegeben habe, zu enträthseln, wie dieser sonst so scharfsinnige Forscher zu so groben Irrthümern hat gelangen können. Man kann fast sagen, es sei unmöglich, die Verhältnisse noch falscher abzubilden als Boll gethan hat. Ich gab schon früher an, wie wenig naturgetreu Henle und Merkel's, ebenso Gerlach's Bilder seien. Ich könnte auch die fast aller übrigen Autoren hinzufügen. Die dieser Abhandlung beigegebenen Abbildungen der weissen Substanz des Rückenmarks sind vollkommen naturgetreu. Sie wurden mit dem Prisma angefertigt und entsprechen in jeder Zelle und in jeder Faser bis zur feinsten herab ganz genau dem mikroskopischen Bild. Nur die Figur 16 ist insofern etwas schematisch gehalten, als sie, um das Nöthige möglichst deutlich zu zeigen, aus den Bildern zweier Präparate zusammengesetzt ist. Sie soll einen Ueberblick über die Verhältnisse der Gliahülle, der Balken in der weissen Substanz und über die Beziehungen dieser letztern zu den Blutgefässen gewähren. Die Figuren 11, 12, 13 und 14 stellen bei stärkerer Vergrösserung gezeichnete Fragmente von Querschnitten, Fig. 15 ein Bruchstück eines Längsschnittes dar. In den verschiedenen für diese Abbildungen benutzten Präparaten

1) Freilich nur deshalb nicht, weil man nicht die allerfeinsten Schnitte, welche möglich sind, und ungenügend gefärbte für die Aufnahme benutzte.

2) l. c. Figg. 6, 7, 8 auf Tafel I. Ich wundere mich um so mehr über Boll's Zeichnungen, als sie gleichfalls nach Präparaten aus dem Rückenmark des Ochsen und des Schafes und offenbar nach sehr dünnen Schnitten gefertigt wurden.

waren die Gliazellen sammt ihren Ausläufern ausserordentlich gut gefärbt und hoben sich bis in das Einzelne deutlich hervor[1]). Doch ist zu bemerken, dass sich bei der Carminfärbung, welche um allgemein gute Effecte zu erzielen nothwendig ist, manche Kerne nicht färben, welche sich bei der Tinction mit den richtigen Kernfärbemitteln noch färben würden.

Es ist allgemein bekannt, dass in der weissen Substanz des Rückenmarks Nervenfasern von sehr verschiedenem Durchmesser vereinigt sind. Wir finden die allerstärksten, die überhaupt im Körper vorkommen und ganz ungemein feine. Bei vielen dieser letzteren ist besonders die Markhülle so gering entwickelt, dass man sie nur bei starken Vergrösserungen und genauester Betrachtung erkennt. Häufig genug scheinen die Querschnitte der feinsten Nervenfasern ganz des umgebenden Markringes zu entbehren. Starke Immersionssysteme lassen ihn jedoch stets entdecken und man findet, dass so viele allerfeinste Nervenfasern mit minimalster Markumkleidung versehen auch in der weissen Substanz des Rückenmarks vorkommen, dennoch keine ganz marklosen in derselben existiren. Es müssten denn grade in der Nähe der grauen Substanz sich einige verirrte Fibrillen dieser Art zwischen die weissen Nervenfasern mischen[2]). Man könnte nun freilich meinen, dass die Querschnitte der feinsten marklosen Axencylinder von denen der Stützfasern nicht zu unterscheiden wären, und dass man daher die Frage nach dem Vorkommen markloser Nervenfasern in der weissen Substanz nicht entscheiden könne. In der That sehen die kleinen Pünktchen, welche die Nervenfibrillen und Gliafasern im Querschnitt repräsentiren, bei schwacher und mittlerer

1) In der Zeichnung sind durchaus noch nicht die feinsten Endreiser der Gliafasern gezeichnet, einmal weil sie bei der Vergrösserung, bei welcher die Abbildung gefertigt wurde, nicht sichtbar waren und dann auch weil die Zeichnung zu wirr und undeutlich durch die zahlreichen feinen Fibrillen geworden wäre. Man ist zuerst äusserst erstaunt, wenn man in einem sehr gut gefärbten Längsschnitt der weissen Substanz ein so reichlich entwickeltes, dicht gefügtes Gewebe vor sich hat, von dem man bisher in den vielleicht vielen tausend Präparaten des Rückenmarks, welche man angesehen hat, nur rundliche Gebilde, d. h. die Kerne oder unvollkommen gefärbte Zellkörper erblickte.

2) Weigert's neue Färbemethoden, welche allein einen Theil der Markscheide färben, lassen das Gesagte ebenfalls deutlich erkennen.

Vergrösserung ziemlich gleichartig aus; mit Anwendung stärkerer Systeme aber und besonders der Oelimmersion wird der einigermassen geübte Forscher niemals im Zweifel sein, mit welcher von beiden er es zu thun hat. Die viel intensivere Färbung (bei Anwendung von Carmin) ist ebenso characteristisch für den Axencylinder, wie der eigenthümliche nicht zu verkennende hornige Glanz für die Stützfaser; auch ist das Lichtbrechungsvermögen beider ein durchaus verschiedenes. Im Allgemeinen findet man die Nervenfasern ihrem Durchmesser entsprechend topographisch zusammengestellt, so dass die stärkeren sich zu den sogenannten Vordersträngen, die feineren zu den Hintersträngen zusammenordnen. In den Seitensträngen sind in den inneren, der grauen Substanz benachbarten Parthien dünnere, in den äusseren dickere Fasern vereinigt. Doch würde man sehr irren, wenn man annähme, dass in einer Gegend nur solche Fasern von ähnlichem Durchmesser zu finden seien. Im Gegentheil, man sieht überall in Hinsicht auf das Caliber sehr verschiedenartige durcheinander gemischt und nur die Majorität einer Sorte ist für eine bestimmte Parthie der weissen Rückenmarkssubstanz characteristisch. Und grade die oben erwähnten ganz feinen markhaltigen Fibrillen von kaum messbarem Durchmesser sind ausnahmslos in der ganzen weissen Substanz zu finden. Sie liegen meistens in geringer Zahl zu Gruppen vereinigt zwischen den stärkeren Nervenfasern. Da diese kleinen Anhäufungen nach verschiedenen Richtungen hin mit den gleichartig zusammengesetzten Gruppen in Verbindung treten, entstehen netzartig durch die weisse Substanz sich hinziehende Balken und Bälkchen, welche bei genauer Betrachtung ganz aus diesen so markarmen feinen Fibrillen zusammengesetzt sind. Im carmingefärbten Querschnitt unterscheiden sie sich desshalb so auffallend von den umliegenden stärkeren Nervenfasern, weil bei diesen letzteren das ganz ungefärbt bleibende Mark an Masse bei weitem die intensiv roth gefärbten Axencylinder übertrifft, während bei den ersteren umgekehrt das Mark kaum in Frage kommt, die Axencylinderquerschnitte vielmehr die Hauptmasse derselben ausmacht. Der Erfolg ist natürlich, dass die Anhäufungen dieser Fibrillen rothgefärbte Balken zwischen den hell und klar aussehenden stärkeren Fasern bilden und sich dadurch fremdartig gegen diese abheben. Ich betone desshalb diese Thatsache so ausdrücklich, weil ohne Frage diese starkgefärbten Zwischenbälkchen sehr

häufig für einen Theil der Stützsubstanz gehalten worden sind. Und in der That kommt man bei oberflächlicherer Betrachtung der Präparate leicht zu dieser Annahme, die dann aber der genaueren Durchforschung weichen muss. Es dienen nun diese feinen Fasern in ihren kleinen Anhäufungen, zuweilen auch mehr oder minder vereinzelt dazu, um gemeinsam mit der Neuroglia die Lücken zwischen den stärkeren Fasern auszufüllen. Sie haben also für das Verständniss der topographischen Anordnung der Elemente in der weissen Substanz des Rückenmarks eine sehr wesentliche Bedeutung und dürfen durchaus nicht übersehen werden. Ihr häufiges Vorkommen erklärt auch, dass die Gerüstsubstanz, welche die Nervenfasern trennt, im Rückenmarks-Querschnitt vielfach mächtiger entwickelt erscheint, als es in der That der Fall ist. Man hat eben diese Nervenfibrillen von der Zwischensubstanz zu subtrahiren, um die Neuroglia zu erhalten.

Die Zellen der Neuroglia der weissen Rückenmarkssubstanz sind oben so ausführlich besprochen worden, dass nichts mehr hinzuzufügen ist. Diese Zellen nun mit ihren ungemein langen und verästelten Ausläufern bilden die Scheiden der Nervenfasern. Der meistens schön und kräftig entwickelte Zellleib selber nimmt innigen Antheil an dem Aufbau derselben. Zu diesem Zweck schmiegen sie sich mit ihrem Körper dem Mark der Nervenfaser fest an; es entsteht eine concave Fläche, eine Einbuchtung des Zellleibes, welche genau der Wölbung der ersteren entspricht und einen mehr oder minder grossen Theil des Umfanges derselben umgreift. Ich habe niemals gesehen, dass mehr als die Hälfte desselben von dem Leib einer einzigen Gliazelle umfasst wurde. Bei feineren Nervenfasern kommt es wohl, wenn auch selten, vor, dass sie von zwei Zellleibern vollkommen eingeschlossen werden, so dass ein dicker, scheinbar continuirlicher Ring den Querschnitt derselben umschliesst[1]). Das ist aber mehr Ausnahme, denn im Allgemeinen findet man ein Sechstel bis ein Drittel des Umfanges — oft genug aber noch weniger — von dem Körper einer einzelnen Gliazelle umgeben. Doch laufen dann die starken Fortsätze

1) Eine noch viel seltenere, aber doch beobachtete Ausnahme ist es, wenn eine einzige Gliazelle mit ihrem sehr stark gebogenen schmalen Leib einen Theil einer schwächeren Nervenfaser umgiebt, während die ihn fortsetzenden Ausläufer die übrige Oberfläche derselben vollkommen einschliessen.

derselben um einen weiteren Theil der Nervenfaser herum bis sie abbiegen und sich an der Oberfläche anderer zu verästeln und deren Scheide bilden zu helfen. Sehr häufig schmiegen sich zwei oder mehrere Zellkörper in derselben Ebene einer Nervenfaser an, so dass man selbst im dünnsten Querschnitt die Scheide einer starken Faser aus drei, ja aus fünf Gliazellen zusammengesetzt finden kann. Andererseits aber leuchtet es ein, dass eine Zelle der Gerüstsubstanz, zumal, wenn sie einen kräftig entwickelten Körper besitzt, nicht nur einer Nervenfaser anliegen, sondern mehrere berühren muss. Sie drängt sich ja in den kleinen Raum, welchen die gewölbten Flächen der möglichst dicht neben einander angeordneten Nervenfasern nothwendiger Weise zwischen sich lassen müssen und füllt ihn ganz oder wenigstens zum grossen Theil aus. Allen Fasern also, welche diesen Raum begrenzen, wird sich die ihn ausfüllende Gliazelle mit Theilen ihrer Oberfläche anlegen. So habe ich Zellen gefunden, welche in einem Querschnitt an der Bildung der Scheiden von fünf, ja von sieben starken Nervenfasern mit ihren Körpern Theil nahmen. Die Figur 12 ist ein hübsches, durch die regelmässige Form der Zelle und ihrer strahlenförmig abgehenden Fortsätze ausgezeichnetes Beispiel dieser Anordnung. Haben wir aber in demselben ein complicirtes Verhältniss kennen gelernt, so zeigt uns Figur 11 eine weit einfachere, übrigens auch viel gewöhnlichere Lagerung der Theile. Die Gliazelle c_1 zeigt die Gestalt, in welcher sich durchaus die meisten zwischen den stärkeren Nervenfasern gelegenen Stützzellen im Querschnitt darstellen[1]. Sie sind dreieckig; ihre drei Seiten legen sich an ebenso viele Nervenfasern an, während von den Ecken lange Fortsätze ausgehen, welche theils dieselben, theils benachbarte Fasern umschlingen. Je inniger sich die Seiten den gewölbten Flächen der Nervenfasern anschliessen, um so stärker concav sind sie. Sehr häufig finden wir auch Gliazellen, welche im Querschnitt vierseitig sind und welche sich also an vier grössere Nervenfasern anschliessen. In der Figur 14 sind mehrere Beispiele dieser Form und die Zelle c in Figur 11 zeigt deutlich, wie leicht diese Gestalt aus der vorigen hervorgehen kann. Es spaltet

1) Wie ich bei der Besprechung der einzelnen Gliazellen der weissen Substanz betonte, kann man auch an der Mehrzahl der isolirten Gebilde dieser Art die gleiche Gestalt constatiren.

sich einfach der eine Spitzenfortsatz gleich an der Basis und zwischen den divergirenden Schenkeln wird eine Nervenfaser eingeschoben, die also noch mit dem Zellleib in Berührung tritt. Sind die vier begrenzenden Fasern gleich stark, so hat die Zelle einen regelmässigen quadratischen Querschnitt; nur sind die Ecken mehr oder minder ausgezogen, indem sie sich in die Fortsätze verlängern. Es leuchtet nun aber wohl ein, dass häufig genug ein Theil der Oberfläche des Zellleibes durch die ganz feinen Nervenfibrillen, welche an ihr keine Einbuchtungen hervorzubringen vermögen, oder aber auch durch die fasrigen Elemente des Gerüstes, durch horizontal im Querschnitt oder senkrecht verlaufende Gliafasern von dem Mark der stärkeren Nervenfasern abgedrängt werden. Ja, dies kann mit der ganzen Oberfläche geschehen, so dass der Leib der Gliazellen nirgends mit Nervenfasern in Berührung tritt. Man sieht, wie mannigfaltig die Möglichkeiten der Anordnung und demgemäss auch der Form der Gliazellen sind. Wie viel verschiedene Abweichungen aber von den geschilderten Haupttypen; wie viele Unterarten derselben vorkommen können, wird man bei einem etwas eingehenderen Studium der Abbildungen, zumal der Figuren 13 und 14 leicht erkennen. Stets jedoch muss man im Auge behalten, und ich betonte dies in der obigen Schilderung auch fortwährend, dass die Abbildungen und die soeben aufgeführten Formen nur die Querschnitte der Stützzellen darstellen. Ihre Gestalt würde in Wirklichkeit nur dann der bildlichen und schriftlichen Darstellung ganz entsprechen, wenn sie stark in der Längsrichtung abgeplattet wären, so dass ihre wirklichen oberen und unteren Flächen dem senkrecht zur Längsaxe angelegten Querschnitt parallel liegen und mit demselben hinsichtlich der Form übereinstimmen. Dies ist aber, wie sofort ein Blick auf einen guten Längsschnitt lehrt (siehe Fig. 15), nicht der Fall. Die Stützzellen haben sehr oft einen nicht unbeträchtlichen Längsdurchmesser, der häufig genug den queren übertrifft; freilich kommen auch häufig genug, ebenso wie sehr lange, sehr kurze und dann abgeplattete Zellen vor. Wäre die Form der länglichen Stützzellen nun cylindrisch, so würden sie in den verschiedenen Querschnitten dieselbe Gestalt darbieten und im gleichen Verhältniss zu den benachbarten Gebilden, also vor allen Dingen zu den Nervenfasern stehen. Sie sind es aber durchaus nicht, sondern wechseln in Bezug auf die Grösse des Querdurchmessers nicht un-

bedeutend. Ein Blick auf Fig. 15 lehrt dies besser als jede Beschreibung. Ist nun aber die Gliazelle in dem einen Querschnitt viel weniger umfangreich als in dem unmittelbar darüber oder darunter liegenden, so muss ein Defect entstehen, welcher durch irgend eine andere Substanz, ganz besonders aber durch die Gliafortsätze, dann auch wohl durch sehr feine Nervenfibrillen, welche im Längsverlauf ihre Richtung und damit ihre Lage etwas ändern können, ausgefüllt wird. Von solchen Ungleichheiten absehend, wird man annehmen müssen, dass die Gliazellen in ihrer Längsausdehnung und zwar je nach ihrer Gestalt, in grösserer oder geringerer Länge den Nervenfasern anliegen, oder besser sich ihnen umschmiegen, wie wir es im Querschnitt sahen. Die Körper der Zellen müssen demgemäss den Nervenfasern entsprechende breite Rinnen besitzen, von deren stark vorstehenden Begrenzungskanten in der ganzen Längsausdehnung Fortsätze abgehen. So auch werden wir uns die in Fig. 12 abgebildete, im Querschnitt sich darstellende Gliazelle in Wirklichkeit nicht mehr als einen Stern, sondern als einen Cylinder mit sechs der Länge nach herabverlaufenden breiten Rillen vorstellen; von den begrenzenden, etwas hervorstehenden Kanten derselben werden in geringen Längsabständen von einander Fortsätze in die Lücken zwischen die anliegenden Nervenfasern abgegangen sein.

Neben den Körpern der Gliazellen nehmen noch ihre Fortsätze einen höchst wichtigen Antheil an der Bildung der Nervenfaserscheiden. Obgleich das quantitative Verhältniss beider nach den Gegenden schwankt, kann doch ohne Weiteres behauptet werden, dass die Fortsätze den bei Weitem grösseren Theil der Oberfläche der Nervenfasern einscheidet. Man schätzt wohl noch eher zu niedrig ab als zu hoch, wenn man den Antheil der faserigen Elemente an der Scheidenbildung auf vier Fünftel, den der Zellkörper auf ein Fünftel angiebt. Ich wiederhole hier übrigens, was ich schon früher mit Nachdruck betont habe, dass nämlich alle faserigen Elemente der Stützsubstanz Fortsätze von Gliazellen sind. Andere Fäden, als elastische oder Bindegewebsfibrillen sind durchaus zwischen den Nervenfasern nicht zu finden. Was nun die Form, das Aussehen, die Verästelung und die Längenverhältnisse der Fortsätze betrifft, so habe ich dem früher über die isolirten Zellen Gesagten nichts hinzuzufügen und muss auf dasselbe verweisen. Es erübrigt nur auf die Anordnung der Fortsätze und ihr

Verhältniss zu den Nervenfasern einzugehen. Zunächst fallen uns in Längsschnitten vielfach jene sehr starken, besonders fest und elastisch erscheinenden Ausläufer auf, welche früher gleichfalls genau besprochen wurden. Wir erkennen hier folgendes Verhalten derselben. Wenn einige Gliazellen senkrecht ziemlich genau übereinander, aber in kleinen Zwischenräumen angeordnet sind, so verbinden sie sich durch solche kräftigen Ausläufer mit einander. Von den einander zugekehrten, vielfach etwas verjüngten Enden laufen dieselben ganz direct zur nächst höher oder tiefer gelegenen Zelle, um sich in sie einzusenken. Theilungen findet man bei ihnen nicht. Die so kräftige Faser, welche direct von Zellleib zu Zellleib läuft, legt sich im isolirten Zustand und abgerissen von einer der Zellen, in starke Windungen, nicht selten spiraliger Natur. In den Schnitten verlaufen diese Fortsätze entweder ganz gerade oder nur mit sehr leichten Windungen. (Fig. 15 zeigt uns alle diese Verhältnisse ganz deutlich.) Es ist anzunehmen, dass im lebenden Mark diese Verbindungsausläufer gar keine Umwege und Windungen irgend welcher Art machen, sondern im Gegentheil etwas ausgedehnt und angespannt sind. Nach dem Tode sich entspannend nehmen sie schon in situ einige ganz unbedeutende Wellenlinien an, während sie aus der Umgebung und der Verbindung mit den Nachbarzellen herausgerissen sich in starken spiraligen oder wellenförmigen Windungen anordnen. Es ist noch ausdrücklich zu betonen, dass diese eigenthümlichen Fortsätze nur solchen in senkrechten Reihen übereinander geordneten Gliazellen zukommen, welche einzeln liegen und durch Zwischenräume von einander getrennt sind, häufen sie sich nach irgend einer Richtung hin zu Gruppen an, so fehlt diese directe Verbindung der Zellen. Wir werden schwerlich irre gehen, wenn wir in diesen starken, etwas gespannten Verbindungsfasern ein Mittel erblicken, um die Festigkeit der Gerüstsubstanz zu erhöhen.

Im Uebrigen sind die von den Gliazellen der weissen Substanz ausgehenden Fortsätze sehr zahlreich und wenn auch vielleicht von dem Zellleib nur einige starke Ausläufer abgehen, so zerfallen dieselben doch durch vielfache Verästelung bis ins Ausserordentliche. Ein gelungener Längsschnitt, wie ihn die Fig. 15 darstellt, zeigt dies besser als jede Beschreibung. Manche Fortsätze jedoch laufen über weite Strecken hin ganz ungetheilt zwischen den Nervenfasern dahin, um sich erst in grosser Entfernung

vom Ursprung in die Endäste aufzulösen. Dabei nehmen sie an der Scheidenbildung einer jeden Nervenfaser, an der sie vorüberziehen und die sie berühren, Theil. Ich sah in dieser Weise starke Gliafortsätze, welche an fünf bis zehn der dicksten Nervenfasern vorüber zogen, ohne unterwegs, wie es schien, Aeste abzugeben. Andere Fortsätze, und deren Zahl, ist wie die Isolirungspräparate beweisen, eine sehr grosse, kommen überhaupt nicht zu einer Verästelung, indem sie sich entweder ganz ungetheilt oder nach einmaliger, vielleicht zweimaliger Gabelung mit einer entgegen kommenden gleichartigen Faser verbinden und mit ihr verschmelzen. Auch hier kann der Weg, welchen sie bis zu dieser Begegnung zurücklegen müssen, ein ganz bedeutender sein. Unterwegs nehmen sie dabei Theil an der Bildung der Scheiden jener Nervenfasern, an denen sie vorüberziehen, indem sie ein Stück derselben bedecken. Zuletzt aber bilden sie bei der Verschmelzung mit andern Fasern gewöhnlich geschlossene Ringe um die Nervenfasern und zwar Ringe, welche sie ganz genau im rechten Winkel ihrer Längsaxe umschliessen. Der einfachste und nicht selten vorkommende Fall ist der, dass sich zwei durch gablige Theilung eines Fortsatzes entstandene Fasern um eine Nervenfaser herumlegen und mit einem auf ähnliche Weise in zwei Aeste sich theilenden Fortsatz verbinden. Sehr häufig aber ist die Anordnung eine complicirtere, indem mehrere von verschiedenen Zellen abstammende Ausläufer mit einander verschmelzen. In der Fig. 11 ist ein solcher Ring als Theil der Scheide der schwächeren der abgebildeten grossen Nervenfasern (a) dargestellt. Von der Gliazelle c gehen zwei Ausläufer um die Nervenfaser a herum, etwa die Hälfte ihres Umfangs umschliessend; bei e e treffen beide auf je zwei andere Gliafasern, welche von ferner gelegenen, nicht abgebildeten Zellen abstammen und verschmelzen mit ihnen. Sie gehen dabei vollkommen glatt in einander über, bilden keine Anschwellungen und gewähren keinerlei Andeutung der Begegnung, so dass man durchaus nicht die Grenze der einzelnen Fasern erkennen könnte, wenn hier nicht die Complication vorläge, dass sechs Fasern sich mit einander verbinden, von denen zwei von der Seite kommen, so dass sie einen Winkel mit den andern bilden. Bei d laufen die beiden aus verschiedener Richtung stammenden Fortsätze übereinander fort, ohne zu verschmelzen. Der Umstand, dass bei d zwei Fasern übereinander liegen, bewirkt naturgemäss

den Anschein der Verdickung im mikroskopischen Bilde. Durch solche einfachen Kreuzungen der Gliafasern werden nun ebenso wie durch die Verschmelzungen derselben Ringe um die Nervenfasern herum gebildet. Und zwar scheint es mir sicher zu sein, dass sie nur übereinander liegen und nicht etwa durch irgend einen Kitt mit einander verlöthet sind, da sie sich ja bei dem Zerzupfen des Markes so leicht von einander lösen und man in den Isolationspräparaten kaum je sich kreuzende Fortsätze findet, welche das Ansehen fester Verlöthung darböten. In derselben Fig. 11. wird die stärkere Nervenfaser a von einem Ringe umschlossen, welcher zum kleinern Theil aus den Körpern zweier Gliazellen, zum grösseren aus vier in der Ebene des Querschnittes verlaufenden Fortsätzen derselben gebildet ist. Letztere kreuzen sich bei der Begegnung, ziehen ohne intimere Verbindung über einander hinweg und biegen sich von der Oberfläche der Nervenfaser ab, um andere Wege einzuschlagen. Zu bemerken ist, dass die Körper der Gliazellen c. c_1, da sie doch höchst wahrscheinlich eine gewisse Längsausdehnung besessen haben, Antheil an der Bildung mehrerer über einander gelegener Ringe derselben Nervenfaser gehabt haben werden. Von den gleichen Kanten derselben concaven, die Nervenfaser innig umgreifenden Fläche sind — wie man fast mit Sicherheit aus dem gewöhnlichen Verhalten der Gliazellen schliessen kann — ähnliche Fortsätze hervorgegangen, die in gleicher Weise wie hier den Ring vervollständigt haben, oder die auch vielleicht in einander ohne Grenze übergingen. Solche Ringe nun, die hier aus starken, dort aus feinen Fasern gebildet sind, umschliessen die Nervenfasern in dicht übereinander liegenden Ebenen, da man wenigstens die stärkeren derselben öfter mit ihnen sieht als ohne sie. Ganz ohne eine Berührung mit einem horizontal verlaufenden Gliafortsatz findet man wohl niemals den Querschnitt der Nervenfasern. Ist kein geschlossener Ring vorhanden, so wird doch wenigstens ein grösserer oder kleinerer Theil der Oberfläche des Nervenfaserquerschnittes von einem oder mehreren Gliafasern bedeckt; vielfach wird ja auch eine Parthie desselben von dem Leib einer Gliazelle umfasst. Was dann aber von demselben noch übrig bleibt, ist durchaus nicht nackt, nicht ohne jede Scheide und steht nicht in unmittelbarster Berührung mit dem Querschnitt der benachbarten Nervenfaser, sondern es werden solche der stärkeren Scheide entbehrenden Theile der Oberfläche von kleinen,

feinen, stark lichtbrechenden Pünktchen umgeben. Dies sind die Querschnitte der längsverlaufenden aus der Verästelung der Zellfortsätze hervorgegangenen Stützfäserchen. Sie ziehen in grosser Zahl parallel mit den Nervenfasern und helfen unter steter Weiterverästelung mit die Scheide derselben bilden. Dabei liegen sie also theilweise dem Mark jener unmittelbar an, zum Theil werden sie durch die geschlossenen Ringe oder durch Fragmente derselben von demselben abgedrängt und laufen nun aussen von den horizontalen Fasern. Ich fand niemals die Elemente so geordnet, dass bei Anwesenheit von horizontalen Fasern die längsverlaufenden zwischen diesen und den Nervenfasern lagen, sondern das Verhältniss war stets das umgekehrte. Für die Bildung der Nervenfaserscheiden werden aber nur feinere längsverlaufende Stützfasern verwandt; die stärkeren, welche überhaupt viel weniger häufig sind als die dickeren horizontalen, laufen in den zahlreichen kleinen Lücken zwischen den Nervenfasern, gewöhnlich zusammen mit feinsten nervösen Fibrillen. Sie halten selten die senkrechte Richtung ein — ich sehe hier natürlich von den oben ausführlich besprochenen Verbindungsfasern, welche eine andere Bedeutung haben, ab — sondern laufen schräg und wenden sich früher oder später gern zum horizontalen Lauf. Jedenfalls geben sie nach allen Richtungen hin feine, quer verlaufende und an der Bildung der Nervenfaserscheiden Theil nehmende Aestchen ab.

Blicken wir auf die gemachten Beobachtungen zurück, so können wir kurz zusammenfassend sagen: Die Nervenfasern sind von sehr eigenthümlichen, netzförmig aus den Elementen der Stützsubstanz gewebten Scheiden eingehüllt. Die Maschen derselben sind ungemein eng. Die Knoten des Flechtwerks werden von den Gliazellen, die Fäden von deren Fortsätzen gebildet, Erstere sind in unregelmässigen Abständen von einander als Anschwellungen dem Geflecht eingefügt. Die Hauptfäden desselben sind dann horizontale oder schräge Ringe, welche in unbestimmten, ganz unregelmässigen, aber kleinen Entfernungen über einander angeordnet sind. In den Zwischenräumen zwischen ihnen sind zum Theil horizontale Fasern, welche nur einen kleineren oder grösseren Bruchtheil der Peripherie einnehmen, zu finden, zum Theil senkrechte, vielleicht auch etwas schräge, welche entweder nur von einem horizontalen Faden zum nächsten gehen, dieselben untereinander verbindend, oder aber über eine Anzahl derselben

hinweglaufen. Die faserigen Elemente des Geflechts liegen zum Theil einfach aneinander, zum Theil gehen sie in einander über, dadurch die Festigkeit des Ganzen erhöhend. Die horizontalen Fasern sind im Allgemeinen stärker als die senkrechten, unterscheiden sich aber untereinander ausserordentlich durch ihr Caliber. Wie gross aber auch die Differenz sein mag, eins steht überall in gleicher Weise fest: Die horizontalen Ringe oder Ringfragmente bestehen in der Dicke nur aus einer einzigen Faser. In ein und derselben Ebene verschmelzen niemals zwei oder mehrere Fäden mit einander. Um nicht missverstanden zu werden, will ich doch noch ausdrücklich hervorheben, dass wohl möglicher Weise mehrere Gliafortsätze in einer Ebene zwischen zwei Nervenfasern liegen können, aber nur je eine von diesen gehört zu den beiden Scheiden jener, die dritte oder die andern laufen, ohne sich mit den Scheiden näher zu verbinden, in andere Gegenden, um dort erst an der Bildung von Nervenfasern Theil zu nehmen. Dagegen können wohl hier und da, wenn der Unterschied in dem Caliber der horizontalen und senkrechten Fasern gar zu gross ist, letztere in mehrfacher Anordnung neben einander liegen; doch bilden diese feinsten Fäserchen nicht ordentliche Schichten, sondern liegen ziemlich regellos neben einander. Natürlich sind nun diese Nervenfaserscheiden durch viele tausende Verbindungen mit den benachbarten verknüpft; unmöglich wäre es, eine derselben aus der Nachbarschaft loszulösen, sie zu isoliren. Ja ebenso wie wir oben ein und dieselbe Gliazelle mit ihrem Leib Antheil nehmen sahen an der Bildung mehrerer Scheiden, so ist auch der gleiche Fortsatz sehr gewöhnlich in den Scheiden zweier benachbarter Nervenfasern verwebt und werden dieselben also stellenweise nur von einer einzigen Gliafaser getrennt. Ja es muss dies ja überall da Statt haben, wo eine Gliafaser, welche genau in die Lücke zwischen einigen Nervenfasern eingezwängt ist, ihre Ausläufer zwischen diesen hindurch schickt. Fig. 12 macht dies ohne Weiteres klar.

Ich habe im Vorhergehenden allein von der Stützsubstanz gesprochen, so weit sie die Scheide der Nervenfasern bildet, und habe sie so behandelt, als ob alle faserigen Elemente der Glia von den zwischen den Nervenfasern liegenden Zellen abgingen. Es geschah dies, um die Verhältnisse zunächst möglichst einfach und verständlich darstellen zu können. Sie sind nun aber nur in

einigen Parthieen derartig; in allen Gegenden aber, welche der Gliahülle, der grauen Substanz und den von diesen beiden Geweben aus durch die weisse Substanz ziehenden Gliabalken und Bälkchen anliegen, ist das System der zwischen den Nervenfasern befindlichen Stützfasern kräftiger entwickelt, indem fortwährend von den Gliaanhäufungen Zellfortsätze zwischen die Nervenfasern treten. Sie legen zwischen ihnen einen kürzeren oder weiteren Weg zurück, um in der gleichen Weise, wie es oben beschrieben wurde, an der Bildung irgend welcher Nervenfaserscheiden Theil zu nehmen. In ihrer letzten Verwendung ist durchaus kein Unterschied zwischen ihnen und den von den einzelnen zerstreuten Zellen ausgehenden Ausläufern zu bemerken. Sie treten ganz besonders aus der Gliahülle, aber auch aus den stärkeren Balken und der grauen Substanz in kleinen Gruppen hervor, die sich früher oder später in ihre Einzelfäden auflösen. So werden die Nervenfasern in diesen Gegenden vielfach stärker auseinander gedrängt, als in andern. Zwar ihre eigentlichen Scheiden werden dadurch nicht stärker, aber zwischen diesen können mehrere und dabei recht dicke Stützfasern liegen, so dass das mikroskopische Bild ein ganz anderes wird. Ich machte schon früher darauf aufmerksam, dass die Masse der von der Gliahülle ins Innere ziehenden Stützfasern durchaus nicht gleichmässig bei den verschiedenen Thieren entwickelt, und dass sie besonders bei einigen Reptilien und Fischen ausserordentlich gross sei. Mehr vereinzelt und nicht in so grosser Menge entwickeln sich die Stützfasern aus den inneren Balken der weissen und aus der grauen Substanz. Wirft man bei schwacher Vergrösserung einen Blick auf den Rückenmarksquerschnitt, so glaubt man allerdings, dass sich aus dem Neurogliageflecht der grauen Substanz zahlreiche Fortsätze entwickeln, welche in nahe Beziehungen zu dem Stützgerüst der weissen Substanz treten. Auch Abbildungen und Beschreibungen der Bücher sprechen sich derartig aus. Doch ist dies durchaus unrichtig. Die Untersuchung bei starker Vergrösserung lässt erkennen, dass nur einzelne isolirte Gliafasern aus der grauen Substanz in die weisse treten, dass aber die starken balkenartigen Gebilde, welche bei der schwachen Vergrösserung allein sichtbar sind, entweder die radiären gefässtragenden Gliabalken der weissen Substanz sind, welche vielfach bis zur Grenze der grauen Substanz reichen, sich mit ihrem Glianetz durch Fortsätze verbinden; oder

aber Züge feiner Nervenfasern, markhaltiger und markloser, welche nach kürzerem oder längerem Verlauf zwischen den längsziehenden Nervenfasern endlich umbiegen, um ebenfalls die Längsrichtung einzuschlagen [1]).

Ueberall an der Innenfläche der Gliahülle und an den Gliabalken der weissen Substanz laufen Nervenfasern, und sehr häufig bilden jene einen Theil ihrer Scheide. Dabei drängen sich natürlich die Nervenfasern mehr oder minder in die Gliaanhäufungen hinein, sind von ihnen in einem Theil der Oberfläche, vielleicht in einem Viertel oder zur Hälfte umgeben. Ja eine gar nicht so geringe Zahl von ihnen verlaufen ganz in den stärkeren Balken und in der Gliahülle, sind ganz von den Elementen derselben umgeben, welche in der gewöhnlichen Weise eine Scheide für sie bilden. Es ist aber ausdrücklich hervorzuheben, dass nur die Gliazellen und ihre Fortsätze, nie die hier in Masse vorhandene Grundsubstanz den Nervenfasern direct anliegen. Das allgemeine Gesetz, dass markhaltige Nervenfasern niemals unmittelbar in der Grundsubstanz eingelagert, vielmehr stets in ihr durch die geformten Elemente der Stützsubstanz getrennt sind, scheint ohne jede Ausnahme zu sein.

Mehrfach schon wurde der Gliabalken in der weissen Substanz gedacht, es muss hier genauer über sie gesprochen werden. Sie kommen wohl durch das ganze Centralnervensystem hindurch in der weissen Substanz vor, sind aber hinsichtlich der Form, der quantitativen Entwicklung und der Anordnung wenig gleichartig. Am besten sind sie im Rückenmark entwickelt und will ich diese als Beispiel hier ausführlicher beschreiben, dabei freilich Einiges der spätern Darstellung der Stützsubstanz des Rückenmarks überlassend. Es bestehen diese Balken grade so wie die Gliahülle, der sie in der Zusammensetzung vollkommen entsprechen; aus Gliazellen und Grundsubstanz. Doch füllen, wie wir eben sehen, zuweilen Nervenfasern anstatt der letzteren die Lücken des Flechtwerks aus. Die Grösse der Gliazellen ist im Allgemeinen ziemlich gleichmässig, sie gehören meistens der grösseren oder wenigstens der mittleren Sorte an. Doch kommen auch kleine und ganz kleine vor, besonders können an bestimmten Stellen und zu be-

---

1) Ich spreche hier nur von Säugethieren. Bei Reptilien und Fischen sind die Verhältnisse ganz andere.

stimmten Zwecken sehr kleine Elemente verwandt werden. Sehr abweichend ist der Durchmesser der Balken selber. Wir finden neben ganz feinen, welche sich kaum von dem umgebenden Stützwerk abheben, sehr starke, welche ganz beträchtliche Blutgefässe in sich einschliessen. Betrachten wir solche Balken genauer! Wir sehen z. B. in einem Querschnitt, wie sich nach einer bestimmten Richtung, gewöhnlich nach der radiären hin, Stützzelle an Stützzelle legt, um eine fortlaufende Reihe zu bilden. Sie unterscheiden sich noch sehr wenig von den einzelnen zerstreut in der Nachbarschaft liegenden. Einmal aber liegt ihr Längsdurchmesser fast immer in der Richtung der Reihe und nicht wie sonst parallel mit der Längsaxe des Markes, dann auch bilden sie nur nach den Seiten hin in gewöhnlicher Weise Scheiden für die Nervenfasern und schmiegen sich diesen an. In der Richtung der Längsreihe verbinden sich ihre Ausläufer zu einem engeren Netzwerk, welches im gewöhnlichen Fall Grundsubstanz und nur mehr ausnahmsweise, wenn die Zwischenräume zwischen den Zellkörpern noch grösser sind, Nervenfasern in den Lücken enthält. Legen sich nun aber seitlich an diese erste Reihe andere gleiche Zellen zu einer zweiten Reihe an, so bilden die einander zugekehrten Zellflächen und die von ihnen ausgehenden Fortsätze sowohl in querer wie in radiärer Richtung ein zusammenhängendes Netzwerk, welches ganz hauptsächlich Grundsubstanz in den Maschen enthält. So bleibt es denn auch, wenn sich die Zellen noch mehr in der horizontalen Richtung häufen. Doch verlieren sie dann die regelmässige Anordnung in Reihen, liegen vielmehr in unregelmässigen kleinen Abständen neben einander. Nach den Seiten hin laufen dann immer in alter Weise Fortsätze, welche durch Bildung von Nervenfaserscheiden die Verbindung mit der übrigen Gerüstsubstanz herstellen. Die stärkste Breite eines solchen Balken in der Querschnittsebene entspricht wohl dem Breitendurchmesser von vier bis fünf Gliazellen, selten mehr. Wie nun aber in radiärer und in querer Richtung, so können sich solche Stützzellen auch in der Längsrichtung aneinander reihen. Einmal kann in gleicher Weise, wie ich es für die radiäre Richtung des horizontalen Rückenmarkquerschnitts beschrieb, sich eine Zellreihe oder deren zwei in der Länge über einander ordnen. Ja, wenn wir an jene oben erwähnten senkrecht über einander liegenden und durch starke, elastische und unverästelte Fortsätze direct ver-

bundenen Gliazellen denken, so müssen wir in ihnen schon Andeutung solcher Längsbalken sehen. Grundsubstanz freilich ist zwischen diesen Zellen noch nicht zu finden, sondern lagert sich erst zwischen sie und ihre Fortsätze, wenn jene nahe aneinander rücken und ihre von den Längspolen ausgehenden Ausläufer sich verästeln und durch Verbindungen ein Geflecht mit einander bilden, in dessen Lücken für die Grundsubstanz Platz ist. Auch hier treten die vielfach nach den Seiten ablaufenden Fasern in die bekannten intimen Beziehungen zu den Nervenfasern. Solche schmalen senkrechten Zellreihen sind besonders in dem verlängerten Mark und den darüber gelegenen Hirntheilen sehr häufig, fehlen aber auch dem Rückenmark durchaus nicht. Dann kommen auch stärkere senkrechte Balken vor und endlich können auch die radiär verlaufenden Fortsätze sich in senkrechter Richtung verlängern, so dass die Balken sich dann in Scheidewände umwandeln, welche ganz umfangreiche Gebiete weisser Substanz von einander scheiden können.

Die stärkeren dieser Gliabalken sind stets die Träger der Blutgefässe und entsprechen in ihrer quantitativen Entwicklung gewöhnlich dem Caliber derselben. Freilich kommt es auch oft genug vor, dass ziemlich starke Gefässe von wenig Gliazellen umgeben sind, während andererseits feinere in dicken Balken verlaufen. Im Allgemeinen aber ist ein gewisses proportionales Verhältniss hinsichtlich der Gefässe und der sie umgebenden Balken unverkennbar. Auch die Septa scheiden nicht in regelmässiger Weise bestimmte, etwa functionell verschiedene Nervenfasermassen voneinander, sondern sie sind die Träger einer grösseren Zahl von Gefässen, welche in verschiedenen Querschnittsebenen parallel mit einander nach derselben Richtung hin und in ziemlich geringen Abständen senkrecht über einander geordnet, verlaufen. Sind diese Abstände etwas bedeutender, so findet man über einander eine Anzahl von Balken, jeden mit seinem Gefäss. Rücken diese aber näher an einander, so verschwinden die Zwischenräume zwischen den Balken und dieselben verbinden sich durch ihre Zellausläufer auf das Innigste mit einander, so dass eine zusammenhängende Gliamasse, eben jene Scheidewände oder Septa entstehen.

Nicht alle Blutgefässe der weissen Substanz werden so von Gliabalken getragen; die feinsten, so besonders die Capillaren laufen einfach zwischen den Nervenfasern oder besser zwischen

deren Scheiden. Sie lehnen sich an die Elemente der Neuroglia an, sind auch wohl von den Fortsätzen der Gliazellen umsponnen, aber dieselben sind ihretwegen durchaus nicht stärker entwickelt; es sind keine eignen Stützelemente angelegt, um sie zu befestigen, vielmehr genügen hierzu die in der gewöhnlichen Weise angeordneten Zellen und Zellfortsätze. So wird bewirkt, dass die Capillaren den Nervenfasern so nahe wie möglich anliegen und nur durch deren Scheide von dem Mark getrennt werden.

Die Neuroglia der Balken umgiebt die Gefässe ringsum, hüllt sie vollkommen ein, aber ihre Elemente treten niemals in directe Verbindung mit der bindegewebigen Wandung derselben, welche häufig noch durch eine besondere, aus der Pia herstammende fibrilläre Adventitia verstärkt wird, sondern wird von ihr stets durch eine feine Zellhaut getrennt. Diese eine Fortsetzung der die Innenfläche der Pia bedeckenden Endothelmembran umgiebt im Leben ganz eng die bindegewebige Gefäss-Adventitia und an ihr setzen sich die Fortsätze oder auch wohl die Körper selber der Gliazellen an. Und zwar sehr gewöhnlich in der Weise, dass in unmittelbarster Umgebung der Gefässwandung oder besser der Endothelmembran die Grundsubstanz zwischen den Zellen und ihren Ausläufern fortbleibt. So entsteht ein schmaler von Zellkörpern und Fasern vielfach durchzogener, das Blutgefäss vollkommen umgebender Raum, der als Sammelcanal für die Lymphe dient, welche aus der Umgebung in feinen, den stärkeren Fortsätzen der Gliazellen entsprechenden Substanzstücken herbei fliesst. Diese perivasculären Räume haben nun nach innen gegen das Gefäss hin eine bestimmte abgeschlossene Wandung, die Endothelmembran; nach aussen bildet das Balkenmaterial, besonders die Grundsubstanz eine unregelmässige und fortwährend von den Einmündungsstellen unterbrochene Wand. Der in der Fig. 23 dargestellte Querschnitt eines solchen perivasculären Lymphraums aus dem Gehirn unterscheidet sich von den besprochenen nur durch die äussere Wand, welche bei ihm durch die Hirnsubstanz direct anstatt durch die reine Gliasubstanz des Balkens gebildet wird. Die Weite dieser Räume in den Balken der weissen Substanz des Markes ist ungemein verschieden und entspricht gewöhnlich dem Caliber der Gefässe. Beträchtlich ist sie nie und übersteigt in der weissen Substanz des Rückenmarks wohl nicht die Breite, welche dem halben Durchmesser des Gefässes entspricht. Im Leben füllt nun das Gefäss

den von der Endothelmembran gebildeten Hohlraum vollkommen aus, im Tode aber, wenn es sich entleert, zieht es sich zusammen. Hierbei kann es sich von der ersteren glatt ablösen, so dass diese durch die Befestigung an dem Gliabalken zurückgehalten wird, und ein klaffender Spalt zwischen Gefässwandung und Endothelrohr entsteht. In andern Fällen aber muss zwischen beiden eine innigere Verbindung existiren, sie haften aneinander und beim Zusammenklappen des Gefässes reisst die Endothelmembran von den Anheftungspunkten der Gliaelemente ab. Auch so entsteht ein Spalt, er aber befindet sich zwischen der Membran und den zerrissenen Elementen des Stützbalkens, welche den Lymphraum durchziehen. Im ersteren Fall ist also der äussere Rand des Spaltes haarscharf, im letzteren unregelmässig gezackt. Das quer durchschnittene Gefäss ebenso wohl wie das der Länge getroffene kann aus einem feinen Schnitt herausfallen, wenn sich so mit oder ohne das Endothelhäutchen von der Balkensubstanz zurückgezogen hat. Dann entsteht eine Lücke, die ohne Weiteres gar nicht erkennen lässt, was sie im unversehrten Organ barg. Solche Lücken in den Balken der weissen Substanz des Rückenmarkes sind in den Querschnitten desselben sehr häufig anzutreffen. Sie entsprechen also stets einem herausgefallenen Blutgefäss. Ich muss übrigens später noch einmal im Zusammenhang auf die Verhältnisse der Lymphräume zu den Gefässen eingehen und begnüge mich daher mit den gemachten Andeutungen. Es ist häufig ausgesprochen, dass solche Spalten in der weissen Substanz des Markes dadurch entstehen, dass das Gewebe selbst beim Absterben oder Erhärten schrumpfe und sich daher von den Gefässen zurückziehe, dass also sogenannte Retractionslücken sich bilden. Dies ist aber unrichtig. Die nervösen Elemente freilich schrumpfen nicht unbeträchtlich und zwar in sehr verschiedenem Grade. Die Zellen verkleinern sich mehr als die Fasern und auch die ersteren zeigen in dieser Hinsicht Unterschiede je nach ihrer Consistenz, welche zum Theil wenigstens von ihrem Functionszustand abhängt. Die Stützsubstanz aber schrumpft beim Absterben eben so wenig als beim Erhärten in Lösungen von chromsauren Salzen. So entstehen wohl viele, unendlich viele Retractionslücken in dem Stützgerüst, dies selber aber behält durchaus seine Grösse und Form. In Hinsicht auf die geformten Elemente wird man dies leicht verstehen, wenn man an ihren verhornten, elastisch widerstandsfähigen

Zustand denkt. Weniger leicht einzusehen ist es aber in Bezug auf die Grundsubstanz, doch scheint die Elasticität, die ihr jedenfalls in hohem Grade zu eigen ist, sie vor der Schrumpfung zu schützen. Sicher wenigstens ist einmal, dass Gehirn und Rückenmark ihren Umfang im Ganzen beim Absterben oder Erhärten nicht verändern. Die genausten Messungen ergaben mir z. B., dass nach der Entleerung des Centralcanals und der Blutgefässe der Umfang des Rückenmarks beim vorsichtigen Erhärten in Müller'scher Flüssigkeit oder in einer zweiprocentigen Lösung von doppelt chromsaurem Ammoniak (oder Kali) nicht mehr abnimmt. Bei der mikroskopischen Untersuchung findet man dann wohl die Nervenzellen von spaltförmigen Räumen rings umgeben, aber die Grundsubstanz füllt ihre Maschen vollkommen aus; zwischen ihr und den Gliafasern resp. Gliazellen ist kein Spalt zu finden.

Fragen wir uns nun, ob die quantitative Entwicklung der Neuroglia in der weissen Substanz des Rückenmarks überall gleich sei, so müssen wir mit einem „Nein" antworten. Vor allen Dingen sind in dieser Hinsicht ohne Zweifel grosse Unterschiede zwischen den verschiedenen Thierarten zu constatiren. Es fehlt mir bisher an genügendem Material, um hier allgemeine Behauptungen aufstellen zu können, doch scheint mir nach meinen bis jetzt gemachten Beobachtungen sicher, dass niedere Wirbelthiere eine viel grössere Entwicklung der Stützsubstanz zwischen den Nervenfasern besitzen als die Säugethiere. Ganz besonders stark fand ich die Glia in der weissen Rückenmarkssubstanz der Riesenschildkröte. Ein wenig geringer entwickelt zeigte sie sich bei den von mir daraufhin untersuchten Fischen, noch weniger wieder beim Frosch. Unter den Säugethieren scheinen die Raubthiere sich durch stärker ausgebildete Stützsubstanz von den Pflanzenfressern zu unterscheiden. Der Mensch nähert sich in dieser Beziehung mehr den Raubthieren. Doch wie gesagt, bin ich nicht im Stande, mit Bestimmtheit allgemeine Gesetze aufzustellen, da ich noch zu wenig Thierarten, und von jeder Art zu wenig Individuen untersucht habe [1]). Jedenfalls gewährt das Rückenmark des Ochsen, des Schafes und selbst des Kaninchens mit zum Theil

1) Die individuellen quantitativen Unterschiede sind jedenfalls auch ziemlich beträchtlich.

deshalb so günstige und klare Präparate, weil die geringere Quantität der Stützsubstanz leicht übersehbare Verhältnisse schafft.

Ferner sahen wir schon oben, dass in der Nähe der Balken und der Gliahülle eben so auch neben der grauen Substanz mehr Stützfasern zwischen den Nervenfasern verlaufen als an andern Stellen. Wichtiger aber ist, dass die Elemente der zwischen den Nervenfasern sich befindenden Neuroglia hinsichtlich der Grösse der Stärke jener entsprechen. Die Mächtigkeit der Scheiden der Nervenfasern ist durchaus von dem Caliber dieser abhängig und während dieselben bei den grösseren Fasern sehr deutlich und schön entwickelt sind, können sie bei den allerfeinsten markhaltigen Nervenfasern selbst bei starker Vergrösserung nicht mehr genau nachgewiesen werden. Die sie zusammensetzenden Fasern sind zum Theil so fein, dass man sie durchaus nicht mehr erkennen kann. Und dennoch wird man annehmen müssen, dass auch diese feinsten Nervenfibrillen, so lange sie überhaupt noch eine Markscheide und mag dieselbe auch noch so geringfügig sein, besitzen, von Gliafäserchen eingescheidet sind. In der That findet man auch in den Zupfpräparaten ungemein feine, nur eben noch erkennbare Stützfasern, welche unter günstigen Verhältnissen noch im Zusammenhang mit ihren Zellen stehen, oder auch von ihnen abgebrochen isolirt in der Flüssigkeit umherschwimmen. Man sieht diese Fäserchen sich noch mehr verästeln, kann aber die so entstehenden Endfädchen nur unter ganz besonders glücklichen Bedingungen weiter verfolgen. Man sieht leicht ein, dass diese so ungemein feinen Fäserchen (weiter oben gab ich an, dass die zartesten derselben noch nicht ein zehntel Mikromillimeter messen) in den Schnittpräparaten nicht mehr erkannt werden können, mögen dieselben durchsichtig gemacht, oder in Wasser angesehen werden.

Entspricht also die quantitative Entwicklung der Stützzellen, sowohl in Hinsicht auf ihre Anzahl als auf ihre Grösse, dem Caliber der Nervenfasern, zwischen denen sie gelagert sind, so wird naturgemäss in den Vordersträngen die Glia reichlicher entwickelt sein als in den Hintersträngen. In der That wird man im Allgemeinen in den ersteren zahlreichere und grössere Gliazellen antreffen als in den Hintersträngen. Durch stärkere Verästelung der Ausläufer der einzeln gelegenen Zellen, dann auch durch grössere Beihülfe von Fasern, welche aus der Gliahülle, der grauen Sub-

stanz oder den innern Stützbalken abstammen, erhält die Neuroglia zwischen den feineren Nervenfasern eine genügende Menge von fasrigen Elementen, um für jene die Nervenscheiden zu bilden und sie in derselben vollkommnen Weise, wie es bei den stärkeren Fasern geschieht, von einander zu trennen. Ich habe in einigen Schnittpräparaten die Nervenfasern und Gliazellen gezählt, welche in genau gleich grossen Quadratflächen eingelagert waren. Bei dem Resultat dieser Zählungen ist aber zu bemerken, dass, obgleich ich selbstverständlich die für diesen Zweck am besten geeigneten Präparate heraussuchte, manche Stützzellen auch in den gut gefärbten Schnitten den Farbstoff nicht aufgenommen haben und in Folge dessen nicht leicht zu erkennen sind. Je kleiner aber diese Zellen sind, desto schwieriger sind sie zu erkennen. Man wird daher zu jeder der folgenden Summen von Gliazellen einige hinzuzählen müssen, und zwar zu den aus den Hintersträngen entnommenen mehr als zu denen aus den Vordersträngen. Im Grossen und Ganzen kommen aber diese Zahlen der Wahrheit gewiss sehr nahe. Die Schnitte übrigens waren möglichst fein, in dickeren wird man selbstverständlich mehr Zellen finden.

Ich zählte in feinsten Querschnitten des Hunderückenmarks:

	Vorderstränge:	Hinterstränge:
Präp. 1.	44 starke Nervenfasern,	135 feinere Nervenfasern,
	13 grosse Gliazellen.	11 kleine Gliazellen,
Präp. 2.	48 starke Nervenfasern,	103 feinere Nervenfasern,
	14 grosse Gliazellen.	10 feinere Gliazellen.

Ebenso in Querschnitten des Ochsenrückenmarks, indem ich die Grösse der Fläche verdoppelte.

Präp. 1.	Entfernt von d. Gliahülle, d. grauen Substanz und nur von einem feinen Balken durchzogen	
	55 starke Nervenfasern,	134 feinere Nervenfasern,
	17 grosse Gliazellen.	15 kleine Gliazellen,
Präp. 2.	61 starke Nervenfasern,	145 feinere Nervenfasern,
	29 grosse Gliazellen (auffallend zahlreich).	13 kleine Gliazellen.
Präp. 3.	Unmittelbar an der Gliahülle	

43 sehr starke Nervenf.,
11 grosse Gliazellen.

Präp. 4. Zu beiden Seiten eines sehr starken Gliabalkens
58 starke Nervenfasern,
13 grosse Gliazellen zwischen d. Nervenfasern,
23 grössere u. kleinere Gliazellen in dem betreffenden Abschnitt des Balkens.

Beim Hund hatten die Körper der als gross bezeichneten Gliazellen einen Durchmesser von 0,006 bis 0,015 Mikra, die kleinen 0,002 bis 0,008 Mikra. Beim Ochsen die ersteren einen Durchmesser von 0,015 bis 0,048 und darüber, die kleinen 0,003 bis 0,01 Mikra. Die Nervenfasern im Rückenmark des Ochsen zeigten im Vorderstrang durchschnittlich einen Durchmesser von 0,012 Mikra. Der grösste gemessene Durchmesser betrug 0,031 Mikra, mit einem Axencylinder von 0,008 (die überall in Menge gelagerten ganz feinen Nervenfibrillen wurden natürlich weder mitgezählt noch hier bei der Berechnung des Durchschnitts mitgerechnet). In den Hintersträngen betrug (gleichfalls von den feinsten Fibrillen abgesehen) der durchschnittliche Durchmesser 0,0037.

Im Princip sind nun die Verhältnisse des Stützgewebes der weissen Substanz in den übrigen Theilen des centralen Nervensystems den geschilderten ganz gleich. So verschieden auch auf den ersten Blick hin das Aussehen ist, wir finden überall die Nervenfasern von feinen Scheiden, welche aus den Glia-Elementen gewebt sind, eingeschlossen. Der grösste Unterschied aber im Aussehen wird zunächst durch den Mangel der Glia-Balken des Rückenmarks und der medulla oblongata in den übrigen Gegenden bewirkt. Hierdurch fällt die örtliche quantitative Verschiedenheit der Neuroglia zwischen den Nervenfasern fort. Dieselbe ist überall gleichmässig entwickelt. Zellen und Fasern bilden nach der ausführlich beschriebenen Anordnung die Hüllen der Nervenfasern. Sie und etwa vorkommende Gefässe, mit den sie begleitenden Gliazellen, welche aber im Gehirn keine dicken Balken bilden wie im Mark — ich komme auf diesen Punkt zurück — sind die einzigen Elemente zwischen den Nervenfasern der weissen Substanz.

Es giebt weder — von einzelnen wenigen Stellen abgesehen — zu andern Zwecken verwandtes Stützgewebe noch etwa andere Gewebselemente zwischen ihnen. Ich besitze einige Schnitte vom Kleinhirn der Katze nach der Heidenhain'schen Hämatoxylin-Methode tingirt, in denen sich durch einen mir unbekannten Zufall an einer Stelle nur das Gliagerüst in der weissen Substanz, nicht die Nervenfasern gefärbt haben. In diesen Präparaten, welche die weisse Substanz theilweise im Längs-, theilweise im Querschnitt enthalten, sieht man auf das Klarste die oben geschilderte Anordnung. Gliazellen sind in sehr grosser Zahl und in einem reicheren Verhältniss als oben vom Rückenmark angegeben wurde, vertreten. Möglicherweise beruht dies nur auf der besseren Färbung. Die Stellen weisser Gehirnsubstanz, welche ich vorher ausnahm, weil sie zwischen den Scheiden der Nervenfasern noch Gliaelemente enthielten, sind die an der Auskleidung der Ventrikel oder unter der Hülle der Oberfläche gelegenen Parthien. Hier nämlich laufen zwischen den Nervenfasern und ihren Scheiden noch die mehr oder minder starken Fortsätze jener Anhäufungen der Stützsubstanz, theils einzelne Fasern, theils zusammengesetzte Balken bildend, welche eine längere Strecke in gedachter Weise hinziehend sich erst in weiter entfernten Punkten verästeln und mit dem dortigen Gliageflecht verbinden. Hierdurch erhalten diese Parthien einen andern Character und ein verschiedenes Aussehen der übrigen weissen Substanz des Gehirns gegenüber. Hinsichtlich der Gliazellen ist zu betonen, dass die Kerne trotz der offenbar starken Verhornung jener nicht so sehr geschwunden sind, wie wir das von der weissen Substanz des Rückenmarks constatiren mussten. Auch in jener der verschiedenen Theile des Gehirns sieht man häufig Zellen, in denen Ammoniak-Carmin keinen Kern mehr deutlich macht, ja auch solche, welche selbst nach Behandlung mit den besten Kernfärbemitteln einen solchen nicht mehr aufweisen. Aber sie sind viel seltener als im Rückenmark und umgekeht sieht man sehr zahlreiche Gliazellen mit schönem runden Kern. Den meisten Abbildungen und vielen Präparaten entsprechend müsste man annehmen, dass sehr viele grosse kernartige Gebilde ohne Zellleib und ohne Fortsätze in den weissen Lagen des Gehirns vorkommen. Ich constatirte aber schon früher, dass dies nur eine Folge der ungenügenden Tinction sei. Ich behaupte mit Bestimmtheit, dass hier ebenso wie im Rückenmark

freie Kerne nur ganz ausnahmsweise einmal vorkommen können. Alle jene als nackt gezeichneten Kerne haben in Wirklichkeit einen grösseren oder kleineren Zellkörper als Umhüllung gehabt, von dem zahlreiche Ausläufer abgingen. Ebenso muss ich mich gegen die von Boll in seiner früher citirten Arbeit[1]) ausgesprochene Ansicht, dass sich die Zellen der weissen Substanz des Gehirns von denjenigen des Rückenmarkes wesentlich unterscheiden, desshalb wenden, weil dieselbe viele Anhänger gefunden hat. Im Uebrigen kann ich mich nicht darauf einlassen, Boll's und verschiedener anderer Autoren Angaben über das Stützgewebe der weissen Substanz zu widerlegen. Ein Blick auf die betreffenden Abbildungen von Boll und ein zweiter auf die meinigen zeigt, dass die Gegensätze beider Darstellungen so gewaltig sind, dass die Kluft in keiner Weise überbrückt werden kann. Es ist für mich vollkommen unmöglich, auch nur annähernd die Boll'schen Bilder mit den Präparaten in Einklang zu bringen. Wenn er nun für die Gliazellen der weissen Gehirn-Substanz einen stärker entwickelten Zellleib denjenigen des Rückenmarks gegenüber als ersten Unterschied aufstellt, so kommt dieser genau dem umgekehrten Verhältniss entsprechende Irrthum daher, dass Boll die letzteren niemals gesehen hat. Ferner behauptet er, die Gliazellen der weissen Hirnsubstanz hätten kürzere und weniger Fortsätze als die entsprechenden Gebilde des Rückenmarks, sie seien oft sehr reich, zart, platt, bandartig. Diese ganze Schilderung ist unrichtig. Noch mehr aber beweisen die Abbildungen, dass Boll die in Rede stehenden Gliazellen durchaus nicht erkannt hat. Die in den Schnitten von Thalamus opticus (seine Figuren 9 u. 10) gezeichneten Gebilde entsprechen nur solchen Zellen, welche ganz ungenügend gefärbt waren. Ich machte schon früher darauf aufmerksam, dass die Fortsätze und die Randparthien der Gliazellen, aus denen jene hervorgehen, sich etwas schwerer färben als die Innenmasse; am leichtesten tritt natürlich der Kern hervor. Die unregelmässig eckigen oder rundlichen Gebilde, welche Boll darstellt, sind so zu Stande gekommen. Ebenso sind die in seinen Figuren 11 und 12 gezeichneten Klümpchen, welche isolirte Gliazellen der weissen Substanz des Thalamus opticus vorstellen sollen, nichts als durchaus verstümmelte, durch die Präparation ihrer

---

1) l. c. p. 29 ff.

Fortsätze beraubte Zell-Fragmente. Ich kann auch keineswegs zugeben, dass die Zellen der Stützsubstanz in diesen Gegenden die in der Figur 10 angedeutete Anordnung haben, so dass immer Gruppen von ihnen eine Anzahl von Nervenfasern einschliessen. Allerdings findet man sie sehr häufig in Reihen angeordnet, welche parallel mit dem Längsverlauf der zu schützenden Nervenfasern stehen, aber dieselben sind durchaus unregelmässig, liegen in sehr verschiedenen Entfernungen von einander, sind bald lang, bald kurz und werden durch viele einzelne ihnen vollkommen gleichende Zellen mit einander verbunden. Dass übrigens Boll auch schön erhaltene Gliazellen aus der weissen Hirn-Substanz isolirt und gesehen hat, scheint mir aus seiner Darstellung mit Sicherheit hervorzugehen. Nur konnte er sich offenbar nicht vorstellen, dass diese schönen Gebilde (die er leider nur beschreibt, aber nicht abbildet) Stützzellen seien. Daher erklärt er sie für Ganglienzellen der weissen Substanz und giebt sogar an, Axencylinderfortsätze gesehen zu haben. Trotz dieser letzteren Behauptung muss ich ganz entschieden versichern, dass diese Gebilde Gliazellen waren, auf die auch seine Beschreibung, von dem eben erwähnten Fortsatz abgesehen, vollkommen passt. Nervenzellen kommen in der von Boll behaupteten Weise nirgends in der weissen Substanz vor.

Erklärung der Abbildungen auf Taf. XX und XXI.

Die Zeichnungen sind, wenn sie nicht ausdrücklich als schematisch bezeichnet sind, ganz streng naturgetreu nach den Präparaten angefertigt. Die meisten, besonders auch die isolirten Zellen sind mit dem Prisma gezeichnet.

Die Nummer des angewandten Oculars wird im Folgenden durch eine römische, jene des verwendeten Objectives durch eine arabische Ziffer bezeichnet, und zwar beziehen sich die Angaben zum grössten Theil auf ein Hartnack'sches Mikroskop, zum kleineren Theil auf ein solches von Zeiss. Bei dem letzteren sind die Objective durch Buchstaben gekennzeichnet.

Die Figuren sind von verschiedenen Zeichnern angefertigt. Die ein-

zelnen Zellen sind zum Theil von dem Autor, zum Theil von Herrn Zeichner Assmann gezeichnet. Von letzterem rühren ausserdem die Figuren 8 bis 16, 20, 21 und 23 her. 18a und 22 sind von Herrn Dr. Rosenstein, 17, 17a und 17b, 19 und 19a von Herrn cand. med. Born gefertigt.

Die meisten Präparate, nach denen die Zeichnungen angefertigt wurden, waren mit Carmin-Ammoniak tingirt, einzelne noch ausserdem mit Carmin-Alaun, um die Kerne deutlich zu machen. Fig. 19 ist nach einem mit Bismarckbraun, Fig. 19a nach einem durch die neue Heidenhain'sche Hämatoxylinfärbung tingirten Präparat gezeichnet. Manche Gliazellen, welche jetzt kernlos erscheinen, würden einen undeutlichen und verhältnissmässig kleinen Kern zeigen, wenn sie mit den besten Kernfärbemitteln behandelt worden wären.

Tafel XX.

Die isolirten in Fig. 1 bis 8 gezeichneten Zellen sind alle dem Centralnervensystem erwachsener Schafe entnommen.

Fig. 1a. Eine Gliazelle (Kernzelle der Stützsubstanz) aus der grauen Substanz des Rückenmarkes. Bei a hat sich als seltenes Vorkommniss eine kleine Partie des zarten Glianetzes erhalten, welches die sich verästelnden feinen Fortsätze der Zellen bilden. VI/7 450 × Hartn.

Fig. 1b u. c. Zwei Gliazellen ohne Spur eines Zellleibes. Allerzarteste Fortsätze, die vorkommen. Aus der grauen Substanz (Vorderhörner des Rückenmarkes. IV/7 450 × Hartn.

Fig. 2. Gliazelle aus der grauen Substanz des Rückenmarkes. Einen Uebergang bildend zwischen den richtigen Kernzellen und den kernarmen resp. kernlosen Zellen. Ein zarter Zellleib bei a, aus dem sich die Fortsätze entwickeln. Der Kern im Verhältniss zur Stärke der Fortsätze nicht mehr so gross und schön (auch nicht mehr so regelmässig rund oder oval gestaltet) wie in den echten Kernzellen. IV/7 450 × Hartn.

Fig. 3. Echte Kernzelle der Stützsubstanz mit 3 Kernen. Zwischen den Kernen noch Restspuren des Zellleibes. Graue Substanz der medulla oblongata. IV/7 450 × Hartn.

Fig. 4. Gliazelle mit undeutlichem Kern (Ammoniak-Carminfärbung) aus den weissen Substanz des Rückenmarkes. Der Kern bildete nur einer undeutlich begrenzten Fleck im Innern des Leibes. Fortsätze bei a und b abgebrochen. IV/7 450 × Hartn.

Fig. 5. Grosse Stützzelle ohne Andeutung eines Kernes (Ammoniak-Carminfärbung) aus der Gliaanhäufung am Boden des 4. Ventrikels (Calamus scriptorius). IV/7 450 × Hartn.

Fig. 6. Gliazelle ebendaher. Ohne Kern. Auch der Zellleib fast ganz in der Bildung der Fortsätze aufgegangen.

Fig. 6a. Aus zwei ziemlich gleich gestalteten Gliazellen derselben Gegend zusammengesetzt. In der einen Zelle waren die beiden Fortsatz-

bündel a a von einer zarten homogenen Masse umhüllt, die blasser als der Zellleib und weniger als er gefärbt war. In der zweiten fehlte diesen Ausläufern die verbindende Masse, innen aber von ihnen zeichnet sich die starke den concaven scharf begrenzten Rand des Zellleibes bildende Faser aus. IV/7 450 × Hartn.

Fig. 7. Kernlose Gliazelle aus der Substantia gelatinosa Rolandi des Rückenmarkes. IV/7 450 × Hartn.

Tafel XXI.

Fig. 8. Grosse Gliazelle aus der Randzone der Stützsubstanz des Rückenmarkes des Hechtes. Ammoniak-Carminfärbung. Kerne sind in diesen Zellen nicht zu erkennen. III/6 Hartn. 240 ×.

Fig. 9. Eine Gruppe solcher Zellen, wie sie in Fig. 10 bei b in situ liegen. Homogene Kittsubstanz hielt die Zellen zusammen. a Spitzenfortsätze der Zellen in einem starken Bündel zur grauen Substanz verlaufend. Die einzelnen Fasern des Bündels sind durch die Präparation etwas mehr voneinander getrennt als in ihrer natürlichen Lage. b und c Fortsätze, welche die oberflächliche Glialage zwischen den Zellgruppen vervollständigen. III/6 Hartn. 240 ×.

Fig. 10. Segment eines Horizontalschnittes des Hecht-Rückenmarkes. In der grauen A und der weissen B Substanz sind die Details nicht ausgeführt. a Pia mater. b Gliahülle aus den Zellgruppen und den sie verbindenden Fortsätzen bestehend. c centrale Fortsatzbündel jener Glia-Zellgruppen, deren Fasern sich so innig aneinander schmiegen, dass sie wie homogene Balken aussehen. d Querschnitte von Nervenfasern in der grauen Substanz. III/5 Hartn. 160 ×.

Fig. 11. Ein Segment der weissen Substanz des Ochsenrückenmarkes. Sehr dünner Querschnitt zweier starker Nervenfasern a und a_1 und ihrer Gliahülle, bestehend aus den Gliazellen c und c_1 und ihren sowie anderer nicht gezeichneter Zellenausläufer. IV/7 Hartn. 300 ×.

Fig. 12. Aus der weissen Substanz des Ochsenrückenmarkes. Querschnitt einer Gliazelle mit dem Anfang ihrer Fortsätze, welche einen Theil der Peripherie von 8 Nervenfasern umfassen. III/6 Hartn. 240 ×.

Fig. 13. Segment aus einem Querschnitt des Hunderückenmarkes (Seitenstrang). Stärkere und feinere Nervenfasern, dazwischen Gliazellen. Bei a ein Gliabalken. II/4 Hartn. 70 ×.

Fig. 14. Segment aus dem Vorderstrang des Ochsenrückenmarkes. Bei a ein Gliabalken. II/6 Hartn. 180 ×.

Fig. 15. Längsschnitt des Vorderstranges des Ochsenrückenmarkes. Die stärkeren und feineren Längslinien sind Axencylinder, die weisse Substanz zwischen ihnen ist das Nervenmark. Das feine Netzwerk ist das Gliageflecht, in dessen Knotenpunkten die Zellen liegen. Bei a a a starke, glashelle und ungetheilte Fortsätze, welche einige Gliazellen der Länge nach verbinden. II/6 Hartn. 180 ×.

Fig. 16. Ein hinteres Viertel des Rückenmarkquerschnittes (vom Hund) zum Theil ein wenig schematisch gehalten. Von dem Hinterhorn a geht bei e ein Fortsatz von Gliasubstanz bis zum Rand. h hintere Wurzel. c Gliahülle. b Pia mater aus 2 Schichten bestehend. Der perimedulläre Lymphraum zwischen b und c ist hier kaum zu erkennen, da er ungemein gering entwickelt ist. g g aus der Pia in die weisse Substanz eintretende Blutgefässe mit Gliabalken als Scheiden. d d Gliabalken ohne Gefässe; doch haben sie zum Theil gewiss zu abgeschnittenen Gefässen Beziehungen gehabt. V grosse Längsvene neben dem Centralkanal. h Hintere oder graue Commissur. I/2 Hartn. 25 ×.

Ueber die Eigenschaften und den Ursprung der Schleimfäden des Seestichlingnestes.

Von

Prof. **K. Möbius** in Kiel.

Hierzu Tafel XXII.

Der merkwürdige Instinkt des Seestichlings (Spinachia vulgaris Flem.), für seine Eier und Jungen ein Nest zu bauen, wurde durch David Milne[1]) zuerst wissenschaftlich bekannt. Nachher machten darüber noch mehrere andere britische Beobachter Mittheilungen. 1840 wurde in Annals and Mag. of natural history, Vol. V, p. 148 eine Notiz: „On the nidification of the fifteen spined Stickleback or Gasterosteus Spinachia L.“, unterzeichnet „G. J.“ aus den Transactions of the Berwikshire Naturalists Club abgedruckt, in welcher von den Spinnfäden des Nestes Folgendes gesagt wird: „The thread is of great length, as fine as ordinary silk, tough and somewhat elastic, whitish and formed of some albuminous secretion.“

1) The Edinburgh new philos. Journ. March 1829, p. 398.

Nach C. Th. v. Siebold[1]) fand R. Q. Couch[2]) das Nest des Seestichlings aus festgewachsenen Fucoideen bestehend, deren Aeste durch einen glasartigen, elastischen Faden zu einem Büschel zusammengehalten werden.

Jonath. Couch schreibt in: A history of the Fishes of the Brit. Islands, I (ohne Jahreszahl) p. 180 über die Spinnfäden des fünfzehnstacheligen Seestichlings Folgendes: „A thread is employed with much skill and patience in binding these materials together; and there is no doubt that its substance is obtained from the creature's own body. It much resembles silk and is elastic. Under a good magnifier it appears to be formed of several smaller threads glued together, and it hardens into firmness by exposure to the water. But it is reason to believe that it is not excuded, nor the roe deposited, all at once; for as it is passed through the mass with intricacy in various directions, the roe appears in little clumps, which are in different degrees of development."

Francis Day[3]) fand Seestichlingnester von der Grösse einer Mannesfaust, 5 bis 6 Zoll lang, birnförmig, aus grünen und rothen Tangen und Corallinen bestehend, welche durch einen elastischen seidenähnlichen Faden zusammengebunden waren, der „under a magnifier appears to consist of several strands connected together by a gluey substance, which hardens by exposure to the water."

Nach einer im Hamburger Aquarium gemachten Beobachtung sollen, wie F. Heincke mittheilt, Männchen und Weibchen gemeinsam das Nest bauen. Nach diesem genauen Beobachter des Seestichlings wird das Nestmaterial „durch zarte Fäden einer weissen, schleimigen, wahrscheinlich von der Harnblase abgeschiedenen Masse zusammengehalten"[4]).

Das ist alles, was ich über die Fäden des Seestichlingsnestes habe auffinden können.

---

1) Die Süsswasserfische von Mitteleuropa. Leipzig 1863. S. 70.

2) Notes on the nidification of Fishes. In: The Zoologist, a popular Miscellany of nat.-hist. conduct. by Newman, II, London 1844, p. 795.

3) Instincts and emotions in Fish. In: Journ. Linn. Soc. Zool. XV, 1881, p. 37.

4) Illustrirte Naturgeschichte d. Thiere. Herausgeg. v. Martin II. 1. Fische bearb. v. F. Heincke. Leipzig 1882, S. 400.

Nach A. Agassiz[1]) spinnt auch Chironectes pictus Cuv. Nestfäden. Sargassumbüschel ballt er zu einer runden Masse von doppelter Faustgrösse dadurch zusammen, dass er sie in allen Richtungen mit Fäden durchzieht. An diesen befinden sich perlenförmige Verdickungen von der Grösse eines Stecknadelknopfes. Auch diese interessante Mittheilung giebt uns keinen Aufschluss über die Bildungstätte der Fischnestfäden.

Der Seestichling lebt an der ganzen Ostküste von Schleswig-Holstein. Im Winter hält er sich in tieferem Wasser auf, als vom Frühjahr bis zum Herbst. Sein Nest legt er an in der Region des Seegrases, nur wenige Fuss unter dem Wasserspiegel. Er verwendet dazu verschiedene daselbst wachsende Pflanzen: Zostera marina, Fucus vesiculosus, Enteromorpha intestinalis, Conferven u. a., zuweilen auch Blätter von Landpflanzen, welche ins Wasser gefallen sind. Aus diesen Stoffen bildet er einen rundlichen Ballen von ungefähr 5—8 cm Durchmesser, indem er sie in den verschiedensten Richtungen mit weissen seidenglänzenden Fäden umspinnt. Die Nester des Seestichlings liegen niemals am Grunde, sondern sind zwischen dem Wasserspiegel und dem Grunde an aufstrebenden Pflanzen festgesponnen oder sie hängen an dem Holzwerk des Ufers und der Landungsbrücken. Im Kieler Hafen findet man Seestichlingsnester von Anfang Mai bis in die zweite Hälfte des Juni. Das Weibchen legt seine Eier in Klumpen von 150 bis 200 Stück, welche miteinander verkleben, zwischen die Pflanzenmassen des Nestes. Das Männchen fährt dann noch fort, Fäden um das Nest zu ziehen und überspinnt daher auch noch die Eierklumpen. Es bleibt in der Nähe des Nestes. Treibt man es weg, so kehrt es bald wieder zurück. F. Heincke fing im Kieler Hafen ein sein Nest bewachendes Männchen, machte es durch einen Faden, den er um den Schwanz band, kenntlich, und setzte es dann über 500 Schritt weit von dem Neste entfernt wieder ins Wasser. Eine Stunde nachher fand er es wieder bei seinem Neste[2]).

Das Nest, welches Taf. XXII Fig. 1 abgebildet ist, wurde am 7. Juni 1880 von einer Landungsbrücke des Kieler Hafens ab-

---

1) Fish-nest in the sea-weed of the Sargasso-Sea. In: Amer. Journ. of Scienc. and Arts. 3. Ser. III, 1872, p. 154.

2) Die Fische der Ostsee von K. Möbius u. Fr. Heincke. Berlin 1883 S. 64.

genommen und mit dem Männchen, welches bei demselben war, in ein Aquarium gesetzt. Um es zwischen der Oberfläche und dem Grunde schwebend zu erhalten, wurde das Nest an einen Zweig gebunden und dieser an einer hohlen Glaskugel aufgehängt. Als es aus dem Meere genommen wurde, enthielt es drei Eierklumpen; der oberste lag frei auf den Pflanzen. Am 9. Juni früh war das Männchen todt. Vorher hatte es aber noch den obersten Eierklumpen übersponnen und auch noch um den Zweig Fäden gezogen. Aus der Oeffnung seiner Harnblase ragte Nestfadenschleim hervor.

Die Nestfäden haben meistentheils einen Durchmesser von 0,12—0,13 mm. Unter dem Mikroskop betrachtet, bestehen sie aus aneinandergeklebten Strängen, welche wiederum aus sehr feinen parallellaufenden Fäden zusammengesetzt sind (Fig. 2).

Versetzt man Männchen, welche Spinnstoff bei sich haben, ohne ihr Nest in Aquarien, so entledigen sie sich desselben in der Form kleiner kugel- oder birnförmiger Massen, die in einen Faden auslaufen wie die sogenannten Bologneser Glastropfen. Diese Schleimklümpchen pflegen sie an Steine und Pflanzen anzukleben.

Oeffnet man die Bauchhöhle männlicher und weiblicher Seestichlinge zur Fortpflanzungszeit, so findet man die Harnblase und den caudalen Theil der Nieren bei den Männchen auffallend grösser als bei Weibchen. Das craniale Ende der Harnblase ist dann birnförmig erweitert bis zu einem Durchmesser von 20 mm, während die Harnblase gleich grosser Weibchen nur 3 mm dick ist; und das caudale Viertel der männlichen Nieren erreicht dann eine Höhe von 5—6 mm, während es beim Weibchen nur 2—2,5 mm hoch ist. Die Abbildungen Fig. 4 und 5 zeigen diese Grössenunterschiede der Harnorgane beider Geschlechter. In der weiblichen Harnblase befindet sich nur Harnflüssigkeit; die männliche ist angefüllt mit einem durchscheinend weissen, klebrigen Schleim, der sich in Stränge ausziehen lässt (Fig. 3), welche aus ebenso feinen Fäden bestehen wie die Stränge der Nestspinnfäden.

Dieser Schleim hat folgende chemische Eigenschaften: Er ist unlöslich in kaltem See- und Süsswasser. In siedendem Wasser löst er sich auch nicht und wird undurchsichtig weiss, ebenso verhält er sich in siedendem Alkohol. Auf Platinblech erhitzt, verkohlt er, indem er sich aufblähet und wie verbrennendes Horn riecht. Kochende concentrirte Salzsäure färbt ihn violett und

löst ihn dann auf. In siedender Salpetersäure wird er gelb, aber nicht gelöst. Kalte Jodlösung färbt ihn braun. In kochender Essigsäure ist er unlöslich. In Kalilauge wird er durchsichtig gelblich und dann aufgelöst. Aus dieser Lösung wird er durch tropfenweis zugesetzte Essigsäure weiss gefällt, in überschüssiger Essigsäure aber wieder aufgelöst. In erwärmtem salpetersäurehaltigen salpetersauren Silberoxyd (Millon's Reagenz) wird er rothbraun. In kochendem Barytwasser wird er gelblich und dann aufgelöst. Kochendes Kalkwasser färbt ihn auch schwach gelblich, löst ihn aber nicht auf.

Hiernach verhält er sich ähnlich wie das Mucin der Weinbergschnecke, von dem er sich jedoch durch seine Unlöslichkeit in Kalkwasser unterscheidet[1]).

Eine histologische Untersuchung der Harnblase des schleimträchtigen Stichlingmännchens ergab, dass die Epithelzellen derselben mit denen der weiblichen Harnblase übereinstimmen und dass der Nestschleim nicht in der Blase gebildet wird.

Nun öffnete ich einen Harnleiter eines schleimträchtigen Männchens und zog einen weissen Schleimfaden heraus, der in den Figuren 6 und 7 mit F bezeichnet ist.

Jetzt hatte ich den Ursprung des Spinachia-Mucins in den Nieren zu suchen, härtete daher Nieren schleimträchtiger Männchen theils in Osmiumsäure, theils in Chromsäure, theils in einem Gemisch von Chromsäure, Osmiumsäure und Eisessig nach W. Flemming[2]), theils in Alkohol und zerlegte sie in dünne Quer- und Längsschnitte. Die lehrreichsten Präparate lieferten Nieren, welche ich zwei Tage in zweiprozentige Osmiumsäure, dann in Alkohol legte, darauf mit Celloidin durchtränkte[3]) und deren Schnitte ich mit Hämatoxylinlösung nach de la Field[4]) behandelte. Durch

---

1) Vgl. E. Eichwald, Ueber das Mucin, besonders der Weinbergschnecke. In: Annal. d. Chemie u. Pharmacie. Bd. 134, 1865, S. 177. — Gorup-Besanez, Physiol. Chemie. 3. Aufl. 1874, S. 142.

2) W. Flemming, Mittheilungen zur Färbetechnik. In: Zeitschrift f. wiss. Mikroskopie I, 1884, S. 349.

3) Vergl. Schiefferdecker, Ueber Verwendung des Celloidins in der mikrosk. Technik. In: Arch. f. Anat. u. Phys. I. Abth. 1882, S. 199; auch in: Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie, herausg. v. Behrens, I, 1884, S. 226.

4) W. Flemming, Zellsubstanz, Kern- u. Zelltheilung, Leipzig 1882, S. 383 Anm. 2.

Betrachtung der Figur 8 wird man sich am bequemsten mit dem bekannt machen, was ich nun fand. Sie stellt Durchschnitte gewundener Harnkanälchen aus dem hintern verdickten Theile einer schleimbildenden Niere dar.

Die Zellen des Kanälchens a sind zwei bis dreimal so lang als breit, enthalten in der Nähe ihrer an die Basalmembran stossenden Grundfläche einen deutlichen kugelförmigen Kern mit geschwärztem Nucleolus und tragen an der entgegengesetzten Endfläche Flimmerwimpern, welche in das Lumen des Kanälchens hineinragen. Ihr Zellenleib wird von einem engen Wabengerüst durchsetzt, das schwärzlich gefärbt ist. Das Lumen des Kanälchens enthält einen dicken schwarzgefärbten Schleimstrang.

Die Zellen des Kanälchens b sind alle mit blau gefärbten Körnchen angefüllt und ihre Lumenseite ist mit einer Masse bedeckt, welche ebensolche blaue Körnchen enthält. Diese werden jedoch nach der Achse des Kanälchens zu seltener und machen einer schwärzlichen körnchenfreien Masse Platz. Das Lumen enthält den Querschnitt eines schwarzgefärbten Schleimstranges und viele freie Schleimfäden, die meistens mit blauen Körnchen besetzt sind.

Die Zellen des Kanälchens c haben alle abgeflachte Kerne. Der Zellenleib enthält ein Wabengerüst und aus den gegen das Lumen des Kanälchens gekehrten Oeffnungen der Zellen sind wasserhelle Schleimpfröpfe hervorgetreten.

Das Kanälchen d vereinigt in sich Eigenschaften der Kanälchen a und c.

In dem Harnkanälchen e stehen zwischen Epithelzellen mit dunklem Wabengerüst und grossen Kernen stark geschwärzte dünnleibige Zellen, aus denen schwärzliche Fäden hervorkommen, die mit einem im Lumen des Kanälchens liegenden Schleimstrange zusammenhängen.

f ist das Bild eines Harnkanälchens, welches theils in der Richtung seiner Achse, theils schief- und rechtwinkelig gegen diese geschnitten ist und enthält Epithelzellen von allen besprochenen Eigenschaften, ausserdem aber noch Zellen, deren Körper nur zum Theil mit blauen Körnchen erfüllt ist.

Aus diesen Thatsachen ist zu schliessen, dass das Spinachia-Mucin in Epithelzellen der Harnkanälchen gebildet wird. Die Umwandlung der gewöhnlichen Epithel-

zellen in Schleimzellen geschieht auf folgende Weise: Der Kern wird flach und rückt an die Basis der Zelle. In den Hohlräumen des Wabengerüstes entsteht zunächst eine Substanz, die durch Haematoxylin nicht gefärbt wird (Mucigen), Fig. 8 c; diese geht über in eine durch Haematoxylin intensiv blau werdende körnige Substanz, Fig. 8 b, welche sich endlich in einen körnchenfreien hyalinen Schleim verwandelt, den Haematoxylin nicht färbt, den aber Osmiumsäure schwärzt, Fig. 8 e, f. In Folge der Abgabe des Schleimes werden die Zellen schmächtiger und ihre Kerne verschwinden. Wahrscheinlich gehen sie mit der Entleerung des letzten Schleimrestes ganz zu Grunde.

Die Umwandlung des Mucigens in körniges und darauf in hyalines Mucin geht in der Regel wahrscheinlich von dem Lumenende der Zellen aus und schreitet von dort aus abwärts bis zum Grunde derselben.

Behandelt man Dünnschnitte schleimträchtiger Nieren, welche in Alkohol gehärtet wurden, erst mit Pikrokarmin, dann mit Haematoxylin, so findet man die gewöhnlichen grosskernigen Epithelzellen der Harnkanälchen schwach gebläut; die mucigenhaltigen sind farblos bis auf die flachen blaugefärbten Kerne. Alle Schleimstränge in den Kanälchen fallen auf durch intensiv rothe Farbe; die feinen Schleimfäden, aus denen sie sich bilden, sind blassroth. Ein deutlicher Farbenunterschied zwischen der jüngeren körnigen und der älteren hyalinen Entwicklungstufe des Mucins macht sich nicht bemerklich.

Hiernach verhalten sich die schleimbildenden Epithelzellen der Harnkanälchen männlicher Seestichlinge ebenso wie die Zellen echter Schleimdrüsen [1]).

In den Malpighi'schen Knäueln schleimträchtiger Nieren und in den aus ihnen entspringenden Kanälchen habe ich niemals Mucin gefunden. Die einzige Bildungsstätte des Spinachiamucins

1) Zur Vergleichung glaube ich hier nur auf die ausführlicheren neueren Mittheilungen über Schleimdrüsen verweisen zu müssen. E. Klein, Observat. on the struct. of cells and nuclei. In: Quart. Journ. micr. sc. XIX. 1879, p. 125. — R. Heidenhain, Physiol. d. Absond. In: Hermann's Handb. d. Physiol. V, 1, 1883, S. 14 u. 56. — Schiefferdecker, Zur Kenntniss d. Baues d. Schleimdrüsen. In: Arch. f. mik. Anat. Bd. 23, 1884, S. 382.

sind daher Epithelzellen der Harnkanälchen und zwar in allen Theilen der Niere von ihrem cranialen bis zu ihrem caudalen Ende. Die in den gewundenen Harnkanälchen gebildeten dünneren Schleimfäden vereinigen sich zu dickeren Strängen in Sammelröhren, welche aus niedrigeren Epithelzellen bestehen, als die gewundenen Kanälchen.

Nach der Fortpflanzungszeit vermindert sich das Volumen der Nieren in der Harnblase des Spinachiamännchens wieder. Beide sind dann nicht grösser als bei weiblichen Individuen von gleicher Körperlänge. Die Harnblase ist dann ebenso wie bei Weibchen mit einer farblosen wässerigen Flüssigkeit angefüllt, aus der sich Harnstoffkrystalle ausscheiden, wenn man den Inhalt einer oder mehrerer Blasen auf einen Objectträger fliessen und in der Zimmerluft verdampfen lässt. Ebensolche Krystalle erscheinen auch, wenn man Schleim aus der Harnblase eines trächtigen Männchens auf einen Objectträger ausbreitet und eintrocknen lässt. Es wird also gleichzeitig mit dem Mucin auch Harn aus den Nieren in die Blase geführt.

In Nieren männlicher Seestichlinge, welche in der Ruheperiode ihrer Geschlechtsthätigkeit getödtet wurden, habe ich kein Mucin gefunden.

Der Nachweis, dass das Spinachiamucin in den Epithelzellen der Harnkanälchen gebildet wird und dass diese dabei verschiedene histologische und mikrochemische Zustände durchlaufen, ist ein neuer Beitrag zu der von R. Heidenhain begründeten wichtigen Lehre histologischer Verschiedenheiten zwischen secernirenden und ruhenden Drüsenzellen [1]).

Ist die Bildung von Mucin in den Epithelzellen der Harnkanälchen des männlichen Seestichlings während der Fortpflanzungszeit auch eine bis jetzt einzig dastehende Erscheinung, so wird ihr doch nicht aller Werth für die Lehre von den Functionen der Harnkanälchen im Allgemeinen abgesprochen werden können.

Nach N. A. J. Voorhoeve [2]) betrachten Axel Key und

---

1) R. Heidenhain, Studien d. physiol. Instit. z. Breslau, IV, 1868 und Derselbe, Absonderungsvorgänge. In: Hermann's Handbuch d. Physiol. V, 1. Theil, 1883, S. 14 und S. 56.

2) Ueber das Entstehen der sog. Fibrincylinder. In: Virchow's Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. Bd. 80, 1880, S. 247.

Oertel die sogenannten Fibrincylinder als Producte der epithelialen Auskleidung der Harnkanälchen. Ob diese pathologischen Harnbestandtheile des Menschen vielleicht in ähnlicher Weise entstehen wie das Spinachia-Mucin, das zu entscheiden, muss speciellen Nierenkennern überlassen bleiben.

Den Zoologen liegt es nahe, nun auch bei einem andern bekannten Fische, welcher sein Nest mit Fäden umspinnt, bei Chironectes pictus, nach der Bildungsstätte dieser zu suchen. Vielleicht erhalten wir dann eine breitere Grundlage für eine Erklärung der absonderlichen Nierenthätigkeit, welche ich hier beschrieben habe. Obgleich diese breitere Grundlage noch fehlt, so möchte ich zum Schluss doch noch einige Gedanken äussern über den etwaigen Ursprung des Instinctes des männlichen Seestichlings, sein Nest mit Schleimfäden zu umspinnen.

Wenn die Hoden des männlichen Fisches der Reife entgegengehen, so befindet sich auch der diesen benachbarte Enddarm in einem hypertrophischen Zustande. Vielleicht war auch eine Hypertrophie der Nieren, welche die periodische Reifung des Spermas als secundäre Erscheinung begleitete, der Anfang ihrer nun in der Fortpflanzungszeit normalen Thätigkeit, Nestfadenschleim abzusondern. Die umfangreicher gewordene Niere musste ungewöhnlich stark auf die Bauchdecke drücken. Die Empfindung dieses Druckes veranlasste das Bedürfniss, sich von ihm freizumachen. Der Fisch rieb die gedrückte Stelle an fremden Gegenständen und kam dadurch zum Ankleben und Ausziehen des Schleimes. Da er nun in der Zeit dieses Zustandes gerade mit dem Weibchen zusammenlebte und die in Klumpen an Wasserpflanzen angeklebten Eier befruchtete, so fand er gerade dort auch die nächste und bequemste Gelegenheit, sich von dem drückenden fadenziehenden Schleime zu befreien und wurde so zum Nestumspinner.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXII.

Fig. 1. Nest des Seestichlings, aus dem Kieler Hafen vom 9. Juni 1880. In Spiritus konservirt, 50 mm hoch, 40—45 mm breit. Nat. Gr. (Gezeichnet von M. Rheder.)

Fig. 2. Ein Nestfaden, 360 m. vergr.

Fig. 3. Nestschleimfasern aus der Harnblase eines schleimträchtigen Männchens, 360 m. vergr.

Fig. 4. Rechte Niere (N), und Harnblase (H) eines 140 mm langen weiblichen Seestichlings. Nat. Gr.

Fig. 5. Rechte Niere (N) und Harnblase (H) eines 155 mm langen schleimträchtigen männlichen Seestichlings. Zwischen der Niere und Harnblase der rechte Hode. Nat. Gr.

Fig. 6. Nieren und Harnblase eines männlichen Seestichlings, gefangen am 10. Mai 1884. Nat. Gr. B Harnblase. D Darm. F Schleimfaden, aus dem Harnleiter hervorgezogen. H l Harnleiter. N Niere. W Wirbelsäule.

Fig. 7. Harn- und Geschlechtsorgane eines männlichen Seestichlings, gefangen den 22. Mai 1884. Nat. Gr. A After in der nach hinten zurückgeschlagenen Bauchdecke. B Harnblase. F Schleimfaden. G Geschlechtsöffnung. H l Harnleiter. Ho Hoden. N Niere. S a Samenleiter.

Fig. 8. Durchschnitte von sechs Harnkanälchen aus dem hinteren Theil der Niere eines schleimträchtigen Männchens, 450 mal vergr.

- a Ein Harnkanälchen mit gewöhnlichen grosskernigen Zellen und Cilien. Im Lumen ein dicker Strang hyalinen Mucins, welches durch Osmiumsäure geschwärzt ist.
- b Sämmtliche Epithelzellen enthalten durch Hämatoxylin gebläutes körniges Mucin. Im Lumen des Kanälchens sind Schleimfäden und ein Schleimstrang.
- c Ein Harnkanälchen mit Mucigen enthaltenden und abgebenden Epithelzellen. Die Kerne sind abgeflacht und an die Basis gerückt.
- d Ein Harnkanälchen, welches aus gewöhnlichen Epithelzellen und aus Mucigen enthaltenden besteht.
- e Ein Harnkanälchen mit gewöhnlichen Epithelzellen und mit Schleimzellen, welche hyalines, durch Osmiumsäure geschwärztes Mucin enthalten und abgeben. Im Lumen ein Schleimstrang, zu welchem Schleimfäden gehen.
- f Ein theils längs, theils quer geschnittenes Harnkanälchen mit gewöhnlichen Epithelzellen und mit Schleimzellen von verschiedenen Entwicklungsstufen.

Kiel, den 14. Juli 1885.

Ueber die Spermatogenese bei den Pulmonaten.

Von

Gustav Platner.

Hierzu Tafel XXIII.

Als ich im Sommer 1884 die eigenthümlichen Strukturverhältnisse bei den Spermatosomen der Schnecken fand [1]), schien es mir von Interesse, auch der Entwicklung dieser Gebilde weiter nachzuforschen. Indem ich im Folgenden die Resultate der diesbezüglichen Untersuchungen mittheile, habe ich, um die Klarheit in der Darstellung dieser verwickelten Vorgänge nicht allzu sehr zu beeinträchtigen, es vorgezogen, das Ganze in zwei Theilen zu erörtern, in der Art, dass ich zunächst eine einfache Darlegung der Verhältnisse, wie ich sie fand vorausschicke, dann in einem zweiten Abschnitt unter Heranziehung der besonders in neuerer Zeit zahlreich erschienenen Literatur auf die strittigen Punkte und Differenzen mit den Resultaten anderer Forscher näher eingehe, wobei zugleich noch einige vergleichende eigne Untersuchungen bei andern Thieren Erwähnung finden sollen.

Wie bereits in der erwähnten Abhandlung auseinander gesetzt wurde, lassen sich die verschiedenen Schneckenarten nach der Struktur ihrer Spermatosomen in zwei Klassen theilen, nämlich solche, wo sich bei den Samenfäden ein Spiralfaden findet und solche, wo dieses Element fehlt (cf. Fig. 1 und 2).

Die Spermatogenese giebt einen neuen Beweis für die Berechtigung dieser Trennung. Es verläuft jedoch dieser Prozess bis zur Bildung der Spermatiden, aus denen direkt die Samenfäden hervorgehen, nahezu gleichmässig, so dass er erst von diesem Punkte eine besondere Betrachtung nach den verschiedenen Arten verlangt. Da ferner die einzelnen Spezies der beiden grossen

---

1) G. Platner, Die Struktur und Bewegung der Samenfäden bei den einheimischen Lungenschnecken. Göttingen 1885.

Klassen keine wesentlichen Differenzen hierbei zeigten, so wurde als Repräsentant der einen Arion, als solcher der andern Helix hauptsächlich zum Untersuchungsmaterial gewählt.

Um Undeutlichkeiten möglichst zu vermeiden, habe ich ausserdem die von v. la Valette St. George[1]) eingeführte und von W. Voigt[2]) weiter ausgebildete Nomenklatur streng durchgeführt und unterscheide demnach die verschiedenen aufeinander folgenden Entwicklungsstadien wie folgt:

1) Sexualzellen, Geschlechtszellen,
2) Spermatogonien, Stammsamenzellen,
3) Spermatocyten, Samenvermehrungszellen,
4) Spermatiden, Samenausbildungszellen,
5) Spermatosomen, Samenkörper.

Die Zwitterdrüsen von Arion und Helix zeigen untereinander grosse Verschiedenheiten. Bei Arion stellt die Zwitterdrüse ein kugeliges Gebilde dar, welches aus zwei getrennten halbkugeligen nur durch die Ausführungsgänge und Gefässe zusammenhängenden Hälften besteht. Dieselbe ist in die Leber eingebettet, aus welcher sie sich leicht herausschälen lässt, da sie nur durch die Gefässe damit in Verbindung steht. Ihre Farbe wechselt vom braungelben oder röthlichen Colorit bis zum völligen Schwarz. Der Grund dieser Färbung beruht in dem entsprechenden in den Alveolenwandungen abgelagerten körnigen Pigment. Sie erreicht eine Grösse von 2 cm und darüber im Durchmesser. Mikroskopisch lässt sie einen alveolären Bau erkennen. Die funktionirenden Zellen werden von einem Netzwerk feiner Fasern, welche das erwähnte Pigment zwischen sich fassen und an einzelnen Stellen längliche Kerne zeigen, zu mehr oder weniger grossen Complexen abgetheilt. Die Ausführungsgänge sind mit einem flimmernden Cylinderepithel ausgekleidet. Die Zwitterdrüse von Helix ist von länglicher vorn breiter nach hinten sich verschmälernder Form. Sie zeigt sich zusammengesetzt aus mehrern rundlichen grössern und kleinern Lappen, zwischen welche das Lebergewebe mehr oder weniger tief hineingewuchert ist, so dass es kaum möglich

1) v. la Valette St. George, Ueber die Genese der Samenkörper. Vgl. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XV.

2) Walter Voigt, Ueber Ei- und Samenbildung bei Branchiobaella. Arbeiten aus dem zool.-zoot. Inst. zu Würzburg. 1885.

ist sie intakt herauszupräpariren. Ihre Farbe ist weiss oder gelblich. Sie enthält kein Pigment. Dagegen findet man sie oft mit gelben fettglänzenden grössern und kleinern Körnchen durchsetzt. Diese gehören ihr aber nicht eigen, sondern stammen aus der Leber, treten daher nur in den Randpartien auf und lassen sich bei sorglicher Präparation fast völlig vermeiden. Arion, dessen Drüse nicht in so inniger Weise mit der Leber durchwachsen ist, zeigt daher nichts davon. Die Kerne der fasrigen Alveolenwandungen sind meist bei Helix mehr rundlich, granulirt. Die Grösse der Drüse erreicht in der Länge zuweilen 2 cm, im breitesten Querdurchmesser $^1/_2$—1 cm. Die Ausführungsgänge verhalten sich wie bei Arion.

Macht man durch die Drüse auf der Höhe ihrer Entwickelung Schnitte, so erkennt man, wie die sich ausbildenden Samenfäden um grosse stark granulirte und der Alveolenwand anliegende Kerne, welche von einem feinkörnigen Protoplasma umgeben sind, ziemlich regelmässig angeordnet sind. Die Köpfe der Spermatosomen sind diesen Kernen zugekehrt, nur durch eine mehr oder weniger breite Protoplasmaschicht davon getrennt und zu einer gebogenen Reihe angeordnet. Es fragt sich, in welchem Zusammenhang stehen diese grossen Kerne mit der Spermatogenese. Hierüber erhält man Aufschluss, wenn man die Zwitterdrüse in einem sehr frühen Entwicklungsstadium untersucht. Die besten Bilder liefert Arion. In einer Zwitterdrüse von 2 mm Durchmesser erkennt man von diesen grosskernigen Zellen noch nichts. Der Ausgangspunkt der Samenbildung können sie also nicht sein. Die Drüse enthält ausser den grossen Eiern nur eine Art von Zellen (Fig. 29). Diese zeigen einen grossen nur spärlich von gefärbten Körnchen durchsetzten Kern, ein sehr deutliches sich intensiv färbendes Kernkörperchen und sind von keiner nachweisbaren Membran umschlossen. Ihr Protoplasma ist gering. Diese Zellen sind die Spermatogonien. Sie finden sich in jedem Entwickelungsstadium der Drüse in dieser vor, später freilich nur neben andern aus ihnen hervorgegangenen Elementen. An zerzupften Präparaten zeigen sie bei Zusatz der Körperflüssigkeit der Thiere, welche das beste Conservirungsmittel für diese Gebilde, wenn man frisch untersucht, bildet, und bei Anwendung starker Vergrösserung (homog. Im. $^1/_{12}$) folgende Struktur. Der grosse Kern mit dem deutlichen Kernkörperchen ist excentrisch gelagert. Das Zellprotoplasma hat

daher eine halbmondförmige Gestalt. In seinem breitesten Theil liegt nun ein eigenthümliches Gebilde. Dieses besteht bei Arion (Fig. 10) scheinbar aus einer Anzahl von Stäbchen, die stark lichtbrechend und zu einer mehr oder weniger regelmässigen eckigen Figur geordnet sind. Bei Helix findet man statt dessen ein in sich selbst verlaufendes mehrfach verschlungenes Element (Fig. 11). Bei diesem Thiere erkennt man an den Spermatogonien auch noch eine andre Differenz. In den kleinsten Drüsen von 1 cm Querdurchmesser zeigten sich die Kerne der Spermatogonien, welche im Uebrigen keine Differenzen untereinander erkennen liessen, viel stärker granulirt. Dieser Umstand könnte zu der Täuschung führen, dass man den ganzen Alveoleninhalt mit Ausnahme der Eier für frühe Stadien jener grosskörnigen Zellen, Basalzellen, wie ich sie weiter hier bezeichnen werde, ansieht. Das Hauptkriterium, jenes Gebilde in dem Protoplasma der Spermatogonien hat nämlich die Eigenschaft, sich mit Hämatoxylin kaum, mit Safranin gar nicht zu färben und daher in Schnittpräparaten nur unter günstigen Bedingungen sichtbar zu sein. Vor diesem Irrthum schützt nun der Vergleich mit dem analogen Präparat von Arion völlig. Ich habe ferner zu bemerken, dass in den kompakten Drüsen von Arion infolge der ungleichmässigen Einwirkung des Härtungsmittels (Chromsäure) die Spermatogonien in den centralen Alveolen sich von der Wand losgelöst haben, nur wenige sind haften geblieben. Durch den entstandenen schmalen Zwischenraum ziehen sich zahlreiche Protoplasmafäden (Fig. 29). Bei dem zerklüfteten viellappigen Bau der Drüse von Helix fällt dieser Uebelstand weg. Die Spermatogonien füllen dicht gedrängt den ganzen Alveolus aus. Dieselben findet man nun bereits in diesem Stadium in reger Vermehrung begriffen. Da die Kerntheilung auch späterhin genau in gleicher Weise verläuft, so mag sie hier beschrieben werden. Unter Auflösung des Kernkörperchens und Schwund der runden scharfen Kernkontour kommt es, nachdem in dem Kern ein Fasergerüst kenntlich geworden, zur Ausbildung einer exquisiten Knäuelfigur (Fig. 5). Diese wandelt sich weiterhin in eine Kernspindel um (Fig. 6). In dem Aequator derselben liegt eine Reihe grosser sich stark färbender Körner. Von ihnen gehen in schwach gebogenem Verlauf Fasern nach den Polen, vereinigen sich hier und bilden dann noch eine kurze Strecke weiter ziehend eine büschelförmige den Polen aufsitzende Figur. Die

äquatoriale Körnchenplatte theilt sich und zwar in der Richtung der Spindelachse (Fig. 7). Dadurch entstehen zwei Reihen kleinerer Körnchen, welche auseinander rücken, wobei ihnen die zugehörigen Fasern die Richtung geben, so dass diese letzteren jetzt auf beiden Seiten der Körnchen zu erkennen sind (Fig. 8). Nachdem die Körnchen die Pole erreicht haben (Fig. 9), erfolgt die Trennung in der Mitte und die beiden Halbtheile der Kernspindel wandeln sich, den beschriebenen Prozess Knäuelfigur und Fasergerüst rückwärts durchmachend, zuletzt in zwei reguläre Kerne mit wieder auftretenden Kernkörperchen um. Die Theilung des Protoplasmas erfolgt in einer weniger vollkommenen Weise, so dass häufig ein mehr oder minder ausgesprochener Zusammenhang bestehen bleibt, was bei dem Mangel einer Zellmembran nicht zu verwundern ist.

Mit der Trennung des Protoplasmas findet auch eine solche des in demselben gelegenen eigenthümlichen Körpers statt, in der Art, dass die Stäbchen oder der Knäuel zu zwei neuen gleichen Figuren sich gruppiren. Dieser Prozess schliesst sich unmittelbar an die Kerntheilung an und findet stets statt, auch wenn die Scheidung des Protoplasmas unvollkommen oder gar nicht erfolgt. Während der Kerntheilung liegt jener Körper in der Aequatorialebene der Spindel. Indessen bei der letzten Theilung der Spermatogonien, wodurch sie sich in Spermatocyten umwandeln, geht er zu Grunde.

Indem nun die Spermatogonien in Spermatocyten übergehen, gerathen sie zu gewissen an der Wand der Alveolen liegenden Zellen, die eine bestimmte, gleich näher zu beschreibende Umwandlung erfahren haben, in eine besondere Art von Abhängigkeit, insofern nämlich als alle um die gleiche Basalzelle nach dem Centrum der Alveole zu gruppirten Spermatocyten die weitern Entwickelungsstadien gemeinsam durchlaufen. Dieses geht so weit, dass sie selbst die gleichen Stadien der Kerntheilung mehr oder weniger übereinstimmend zeigen.

Die Spermatocyten unterscheiden sich nun von den Spermatogonien dadurch, dass sie kleiner sind, dass ihnen jenes eigenthümliche Element fehlt, welches bei der letzten Theilung untergegangen ist, endlich dadurch, dass ihre Kerne wegen der jetzt rasch aufeinander folgenden Theilungen in einem ruhenden Zustand überhaupt nicht mehr zu erkennen sind, meist haben sie die Knäuelform.

Man kann in ihnen daher auch kein Kernkörperchen entdecken.

Was nun die erwähnten Basalzellen anlangt, so entwickeln sie sich ziemlich frühzeitig aus der Alveolenwand anliegenden Zellen, Spermatogonien ihrer Form nach und zwar in folgender Weise. Der Kern wird stark granulirt eiförmig, nimmt an Grösse bedeutend zu und zeigt ein oder zwei, selten mehr Kernkörperchen. Es färbt sich jetzt sehr intensiv. Weitere Theilungen kommen an demselben nicht mehr vor.

Ich kann wenigstens Vermehrung der Kernkörperchen ebensowenig wie in höchst vereinzelten Fällen zu bemerkende seichte Einschnürung als Zeichen einer solchen anerkennen. Die grossen Kerne sind nun von einem entsprechend vermehrten feinkörnigen Protoplasma umgeben, an welches sich centralwärts direkt die Spermatocyten anschliessen. Es wandeln sich nun aber durchaus nicht alle Spermatogonien in Spermatocyten um, sondern ein grosser Theil derselben bleibt bestehen und bildet namentlich bei Arion regelrecht angeordnete Zellsäulen, welche sich direkt von der Alveolenwand zwischen den um ihre Basalzelle geordneten Spermatocytengruppen erheben. Von diesen geht späterhin nicht nur eine neue Generation von Spermatocyten aus, sondern sie liefern auch wieder neue Basalzellen, nachdem die früheren zu Grunde gegangen sind.

Die Spermatocyten theilen sich nun wahrscheinlich mehrmals immer unter Bildung karyokinetischer Figuren. Die letzten Produkte dieser Theilung bilden die Spermatiden. Auch in diesem Falle erfolgt die Theilung des Protoplasmas unvollkommen oder gar nicht. So kann es geschehen, dass zuweilen eine beträchtliche Zahl von Kernen innerhalb derselben Protoplasmamasse zu liegen kommt.

Die Spermatiden zeigen nun zuerst einen grossen stark granulirten Kern, welcher nur von einem schmalen Protoplasmasaum umgeben ist (Fig. 12). Dieselben zeigen allerdings nur unter günstigen Bedingungen amöboide Bewegungen, welche sich dadurch auszeichnen, dass sie mit grosser Langsamkeit vor sich gehen. Aus dem Protoplasma derselben sprosst ein Fortsatz heraus, welcher mehr und mehr an Länge zunimmt. Ich nenne ihn den primären Samenfaden zum Unterschied von dem völlig entwickelten und zwar ist er als der extracelluläre Theil des erstern zu be-

zeichnen, da ein anderer Theil sich später innerhalb der Zelle entwickelt, der dann als intracellulärer Theil angeführt wird. Die körnige Substanz des Kerns rückt nunmehr an die Peripherie der Zelle und nimmt eine halbmondförmige Gestalt an (Fig. 13). In dem dadurch relativ vermehrten Protoplasma tritt nun ein neues Element auf, der Nebenkern. In Bezug auf diesen beginnt aber schon eine Differenz zwischen Arion und Helix sich zu zeigen. Daher soll im Folgenden zunächst der Entwicklungsgang bei Arion, weil er der einfachere ist, weiter beschrieben werden.

Der Nebenkern erscheint bei diesem Thier als unregelmässiges eckiges Gebilde, welches den Anschein hat, als sei es aus einer Anzahl aneinander liegender Stäbchen zusammengesetzt. Diese an Zahl variirend, meist sind es 4—6, sind von verschiedener Länge, theils grade, theils leicht gebogen und zu einer zusammenhängenden polyedrischen Figur geordnet (Fig. 13 ff.). Wenn keine Theilung des Protoplasmas erfolgt war, so liegen die Nebenkerne meist ziemlich entfernt von den ihnen zugehörigen Kernen, nahe beieinander; aber immer sind so viel Nebenkerne als Kerne vorhanden. Sie färben sich mit Hämatoxylin kaum, mit Safranin gar nicht. In der granulirten halbmondförmigen Kernmasse hat sich unterdessen die chromophile Substanz zu einem runden, glänzenden, homogenen, im Verhältniss zur Grösse der ganzen Zelle kleinen, neuen Kern concentrirt. Die Spermatiden stellen in diesem Stadium also sich als Zellen dar, die mit einem Fortsatz von wechselnder Länge, dem primären Samenfaden, versehen sind, ein feinkörniges, den Nebenkern tragendes Protoplasma besitzen und einen homogenen Kern, die Anlage des Kopfes des Spermatosoms enthalten. In diesem Kern kann man zuweilen ein weiteres rundes Gebilde in frischen Präparaten sehn, für welches man in diesem Falle aber die Bezeichnung Kernkörperchen nicht gebrauchen darf. Gefärbte Schnittpräparate zeigen, dass es ganz anders gedeutet werden muss. Ich kann hierfür folgende Methode am meisten empfehlen. Die frischen Drüsen werden in Flemming'sches Säuregemisch, bestehend aus 11 Theilen Chromsäure (1,5 %), 8 Theilen Osmiumsäure (1 %) und 1 Theil Eisessig für 20—40 Minuten je nach der Grösse gelegt, dann in Celloidin eingebettet mit Hämatoxylin oder Safranin gefärbt und nach dem Aufhellen durch Origanumöl in Canadabalsam eingeschlossen. In dieser Weise behandelte Präparate zeigen nun den

Kern intensiv gefärbt, aber anstatt dass in der Mitte ein dunkler gefärbtes Element auftritt, wie man es bei dem Vorhandensein eines Kernkörperchens erwarten müsste, zeigt sich die mittlere Partie bedeutend heller (Fig. 20). Der Kern erscheint bei andern Zellen mehr oval bis bohnenförmig, was seiner Seitenansicht entspricht. Der Vergleich mit frischen Präparaten (Fig. 15) lehrt nämlich, dass es sich hier um eine Einstülpung des Kernes handelt. Diese findet da statt, wo sich der inzwischen aus dem Protoplasma entstandene intracelluläre Theil des primären Samenfadens ansetzt. Dieser geht wieder continuirlich in den extracellulären Theil über. Die Einstülpung schreitet nun weiter fort und der Kern bekommt dadurch eine mehr sackförmige Gestalt. Innerhalb desselben stellt sich die ungefärbte Füllungsmasse der Einstülpung als ein stäbchenförmiges, vorn etwas kolbig angeschwollenes Element dar, welches sich hinten in den primären Samenfaden fortsetzt.

Ob der Nebenkern ein Abkömmling des Kerns ist oder nicht, darüber vermochte ich mir keine Klarheit zu verschaffen. Ich sah ihn meist ziemlich entfernt von demselben im Protoplasma auftreten. Es liegt in der Nähe des primären Samenfadens.

Der aus dem Kern der Spermatide in der angegebenen Weise sich anlegende Kopf des Spermatosoms beginnt sich nun mehr und mehr zu strecken. Dabei gewinnt die chromophile Substanz eine unregelmässig verschlungene Fadenzeichnung (Fig. 16). Das centrale stäbchenförmige ungefärbte Element wird dadurch verdeckt und entzieht sich der Beobachtung. Ich halte dafür, dass es zum Axenfaden des Kopfes der Spermatosomen wird. Auch dieser färbt sich, wie ich schon früher gezeigt habe, nicht.

Indem nun der intracelluläre Theil des primären Samenfadens mehr und mehr an Länge zunimmt, krümmt er sich zugleich, so dass er zuweilen selbst mehrere Spiraltouren innerhalb der Zelle beschreibt. Für die Untersuchung sind letztere Formen allerdings weniger brauchbare Objecte, da die Theile dadurch zu sehr verdeckt werden. Man muss vielmehr diejenigen aufsuchen, wo die Krümmung und Länge des Samenfadens innerhalb der Spermatide eine geringere ist. Nach solchen wurden auch die beigefügten Abbildungen angefertigt.

Der sich mehr und mehr entwickelnde Kopf, welcher bereits eine Annäherung an die definitive Form wahrnehmen lässt, indem

er sich in die Länge streckt, ein vorderes spitzes und ein hinteres breites Ende zeigt, drängt an einer Stelle über das Gebiet der Zelle hinaus (Fig. 16). Indem der anschliessende Theil des Spermatosoms nachfolgt, wird die Zelle dementsprechend in die Länge gezogen. Die Hauptmasse ihres Protoplasmas, welche noch den Nebenkern enthält, geht hierbei voran und rückt immer weiter nach dem Ende des primären Samenfadens herunter.

Bei geeigneten Objecten und starker Vergrösserung (homog. Im. $^1/_{20}$) erkennt man, dass die Protoplasmahülle, mit welcher auf diese Weise der primäre Samenfaden umkleidet wird, eine ganz bestimmte Structur zeigt. Sie lässt nämlich erkennen, dass sie zu zwei Fäden sich umgebildet hat, welche in weiten flachen Windungen den primären gestreckt bleibenden Samenfaden umschlingen und schliesslich in der Masse des Protoplasmarestes endigen (Fig. 17). Der primäre Samenfaden wird dadurch, das lässt sein Verhalten ohne Mühe entscheiden, zum Axenfaden.

Der Protoplasmarest nimmt nun, je weiter er nach hinten vorrückt, um so mehr an Masse ab. Auch der Nebenkern bildet sich zurück; seine Stäbchen lösen sich von einander und zerfallen schliesslich körnig. Wo im gegebenen Falle der Rest der Spermatide liegt, lässt sich mit Sicherheit immer dadurch bestimmen, dass er den Nebenkern enthält; ferner zeigt oberhalb desselben der Samenfaden bereits die gewundene Struktur, während er unterhalb noch glatt ist. Dieses Verhalten schützt ihn auch vor zufälligen Protoplasmaanhäufungen, wie sie an den verschiedensten Stellen des Spermatosoms vorkommen können, indem entweder grössere umgeformte Partieen bei dem Herabziehen des Zellrestes haften geblieben, oder solche in irgend welcher Art von aussen sich aufgelagert haben. Auch der primäre Samenfaden lässt, bevor er noch von den beiden Protoplasmafäden umschlossen wird, zuweilen leichte Anschwellungen erkennen, so endet er oft knopfförmig.

Die im Allgemeinen nicht bedeutenden Abweichungen, welche Helix hierbei zeigt, sind nun folgende: Zunächst ist der Nebenkern meist anders beschaffen. Nur bei einzelnen Exemplaren zeigt er sich so aus Stäbchen zusammengesetzt wie bei Arion. In der Regel bildet er eine unregelmässig ringförmige Figur, von glänzender homogener Beschaffenheit (Fig. 21 und 22). Interessant ist die Umwandlung, welche er weiter hier erfährt. Indem der Ring

grösser wird, bildet er Schlingen, die sich zum Theil übereinander legen und in ausgeprägten Fällen ein ansehnliches Convolut darstellen (Fig. 24 und 25). Zugleich mit dieser Veränderung verliert er aber auch die Fähigkeit, das Licht stark zu brechen und dadurch leicht in die Augen zu fallen, so dass man bei schwächerer Vergrösserung, zumal, wenn man diesen Prozess nicht kennt, glauben könnte, er sei verschwunden. Dieser Umstand hat, wie später auseinander gesetzt werden wird, zu den verschiedensten Irrthümern Veranlassung gegeben. Man sah den Nebenkern nicht mehr und behauptete nun bald von diesem, bald von jenem Theil des Spermatosoms, er sei daraus entstanden. Die Verwendung der homogenen Immersion lässt über sein Schicksal keinen Zweifel mehr aufkommen. Er bleibt in seiner Knäuelform in dem sich herabstreckenden Zellrest bestehn, um gerade wie bei Arion schliesslich zu Grunde zu gehn.

Die andern Entwicklungsvorgänge verlaufen nun in Bezug auf den Kopf und den primären Samenfaden bei Helix analog wie bei Arion und werden durch die beigefügten Figuren (21—26) genügend erläutert. Nur was die Fäden anlangt, welche aus der verlängerten Spermatide sich bilden, so herrscht hierin noch ein Unterschied. Es treten nämlich bei Helix drei Fäden auf. Zwei umschliessen dicht den primären Samenfaden, der auch hier zum Axenfaden wird, der dritte bildet etwas losere, weitere Touren. Er wird zu dem beschriebenen Spiralfaden. Besonders an kleinern Helix-Arten (H. nemoralis, H. hortensis) lässt sich dieses Verhalten schön beobachten.

Ein Vergleich des sich entwickelnden und des fertigen Spermatosoms (Fig. 1 und 17) lehrt uns, dass bei letzterem die Windungen der umhüllenden Fäden weit engere und dichtere sind, so dass ihre Grenzen bei Helix nahezu völlig verschwinden, bei Succinea, welche zu derselben Klasse in Bezug auf die Spermatosomen gehört, bleiben sie bestehn. Auch die Windungen des Kopfes sind regelmässiger und dichter geworden. Meiner Ansicht nach kann man sich dies wohl so erklären, dass die Samenfäden schon sehr früh, wie sie auch Bewegungen machen, sich zu drehen beginnen. Der Prozess, wodurch die Windungen enger, dichter regulär werden, beginnt am Kopfe und schreitet von dessen Spitze aus immer weiter nach hinten vor. Ersterer gewinnt dabei auch bei Arion seine bohrerförmige Gestalt.

Indem in dieser Weise der Entwicklungsgang des einzelnen Spermatosoms sich abspielt, bleibt noch übrig ihr Verhalten in der Gesammtheit hierbei noch etwas näher zu betrachten. Wie erwähnt sind die Spermatocyten um die Basalzellen in regulärer Weise gelagert. Eine solche Gruppe von Spermatocyten zeichnet sich nun dadurch aus, dass die weitern Entwickelungsvorgänge bei allen gleichen Schritt halten (Fig. 3 B). Zwischen diesen Gruppen erheben sich wie gesagt die namentlich bei Arion zu regelmässigen Säulen angeordneten übrig gebliebenen Spermatogonien. Diese zeigen keine weitern Veränderungen, dagegen gehen alle um eine Basalzelle gruppirten Spermatocyten die Umbildung in Spermatiden und weiterhin in Spermatosomen ein, als welche sie zu Bündeln geordnet die Köpfe zu einer gebogenen Reihe gruppirt und der Basalzelle zugewandt, sich völlig entwickeln. Sie lösen sich dann los, liegen im Lumen des Alveolus und werden schliesslich in die ausführenden Kanäle der Drüse befördert.

Die Basalzellen mit ihren grossen Kernen gehen, nachdem sie ihren Zweck erfüllt haben, dem Untergang entgegen.

II. Abschnitt.

Von den Autoren, welche über die Spermatogenese der Schnecken gearbeitet haben, lassen Keferstein[1]), Duval[2]) und M. v. Brunn[3]) die Samenfäden bildenden Zellen von den grossen an der Alveolenwand liegenden, von mir Basalzellen genannten Elementen ausgehen freilich in verschiedener Weise.

Keferstein sagt hierüber: „Noch ehe aber diese Zellen von der Wand sich los lösen, produziren sie in eigenthümlicher Weise neue Zellen. An ihrer Peripherie knospen nämlich höckerartig die letztern hervor, runden sich ab und umgeben wie ein kugeliger Besatz die centrale Mutterzelle, die oft dabei zu Grunde geht und meistens durch sie den Blicken entzogen wird. In diesen se-

1) Keferstein, Die Klassen und Ordnungen des Thierreichs von Bronn, fortgesetzt von Keferstein. III. Bd. 2. Abth. (1862—1866).

2) Mathias Duval, Recherches sur la Spermatogénèse étudiée chez quelques gasteropodes pulmonés. Journ. de Micropraphie. T. III. 1879.

3) M. v. Brunn, Untersuch. über die doppelte Form der Samenkörper von Paludina vivipara. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 23. 1884.

kundären Zellen schien sich jedesmal ein Kern neu zu bilden, indem der Kern der Mutterzelle, so viel ich sehen konnte, keine solche Theilung oder Knospung mit macht." In ähnlicher Weise beschreibt Duval den Prozess, indem er von jenen grossen Zellen „cellules mères de spermatozoïdes" sagt: „Leur protoplasma est le siége de la production de nombreux petits noyaux disposés d'une manière irrégulière autour du grand noyau, que nous désignerons pour abréger, sous le nom de noyau principal." Weiter auf der folgenden Seite heisst es: „A ce premier état l'ovule mâle ou cellule mère se présente donc sous la forme d'une grosse masse cellulaire, dans laquelle ont pris naissance par formation endogène un grand nombre de noyaux au milieu desquels le noyau primitif ou principal subsiste et se distingue par ses dimensions." Beide Autoren lassen also durch endogene Kernbildung, die ja längst hinfällig geworden ist, die ersten Samenzellen entstehen. Von einer Theilung der Kerne der Basalzellen findet sich bei ihnen nichts. Dem gegenüber behauptet M. v. Brunn, dass diese grossen Kerne sich theilen sollen und aus diesen Theilungsprodukten die Samen bildenden Zellen hervorgehen. Er identifizirt die Samenmutterzellen, wie er sie nennt, mit den Ersatzkeimen, welche Grobben[1]) bei den Decapoden beschreibt. Vergleicht man nun die betreffende Angabe Grobens, so lautet sie wie folgt: „Diese grossen Kerne theilen sich wahrscheinlich und haben sich gewiss auch schon früher getheilt." In der Anmerkung fügt er dann hinzu: „Ich kann nicht unerwähnt lassen, dass ich Kernspindeln in den Ersatzkeimen nie zu Gesicht bekam, obgleich ich sich ohne Zweifel theilende Zellen öfters beobachtete." Was meine Beobachtungen an den Basalzellen der Pulmonaten anlangt, so habe ich an ihnen nie Formationen entdecken können, welche auf eine beginnende Theilung hingewiesen hätten, sie hatten immer ein granulirtes Aussehen. Es bliebe nun noch die Annahme einer direkten Kerntheilung übrig. Dann müsste aber folgender Fall sich ereignen: die Spermatogonien würden sich zuerst durch indirekte Theilung vermehren, dann nach dem Uebergang ihrer Kerne in die grosse granulirte Form durch direkte Theilung die Spermatocyten liefern und diese dann endlich wieder durch indirekte Thei-

1) Grobben, Beiträge zur Kenntniss der männlichen Geschlechtstheile der Decapoden. Arbeiten aus dem zool. Inst. der Univ. Wien. 1878.

lung in Spermatiden übergehen. Man sieht wohin das führt. Dass die Spermatogonien das Primäre sind, darüber lassen Schnitte durch die sich entwickelnde Zwitterdrüse von Arion keinen Zweifel (Fig. 29). Bei Helix ist die Deutung schon weniger leicht, da die Spermatogonien hier, wie erwähnt, stärker granulirte Kerne enthalten. Zudem habe ich noch zu erwähnen, dass eine direkte Kerntheilung, denn um die könnte es sich ja nur handeln, die durch Vermehrung der Kernkörperchen und Einschnürungsfurchen angedeutet werden soll, nach Flemming[1]) und Krause[2]) nicht angenommen werden darf, vielmehr deuten solche Befunde auf beginnenden Zerfall der Zelle, dem sie ja auch bald entgegen geht. Ich befinde mich in Bezug auf die von mir vertretene Ansicht auch in voller Uebereinstimmung mit Bloomfield[3]). Nachdem er in der Zwitterdrüse von Helix die Theilung der Spermatogonien, welche er als ihrer Grösse nach von ihren Abkömmlingen verschiedene Zellen erkannt hat, zu grösseren Zellhaufen „spermatospores," beschrieben hat, sagt er: „In the months of May or June the spermatospores will be found to have advanced, most of them to the stage of polyplasts of ordinary mulberry-likeform, consisting of pearshaped spermatoblasts, one of wich can be distinguished from the rest by the granular nature of the plasma arround it and by the larger size of the nucleus. This nucleus also under the action of picrocarmine takes up a darker hue than that of the surrounding spermatoblasts." Weiter heisst es: „This cell is always on the side of the polyplast next to the wall of the ampulla of the gland, and it is the first appearance, of the blastophoral cell, which from the time of its appearance, undergoes no further division, but remains inative, while the other spermatoblasts continue their process of multiplication more or less supported by it."

Was nun den Zusammenhang der Samenzellen mit den Basalzellen durch Protoplasmabrücken anlangt, so stützen sich die Angaben hierüber auf Zerzupfungspräparate. Wie man aber durch diese für die Beurtheilung des Zusammenhangs zelliger Elemente schon an sich verwerfliche Methode bei Zellen, welche ein weiches zähes Protoplasma besitzen und einer jeden begrenzenden Membran

1) Flemming, Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung. Leipzig 1882.

2) Krause, Handbuch der menschlichen Anatomie. Nachtr. z. I. Bd.

3) Bloomfield, The development of the Spermatozoa. Part. II, Helix and Rana. Quaterly journ. of mikrosk. Sc. XXI. New Series 1881.

entbehren, Bilder gewinnen kann, die sich bei richtiger Auswahl der erhaltenen Produkte im Sinne jeder Theorie verwerthen lassen, das bedarf wohl keiner besonderen Erörterung. Zudem beweisen sie nicht einmal was sie sollen, denn da die Basalzellen ebenso wie die Spermatocyten den Spermatogonien ihren Ursprung verdanken, das Protoplasma dieser aber bei Theilung meist nur unvollkommen sich trennt, so lassen sich solche Erscheinungen schon hieraus genügend erklären. Ich kann demnach den Namen Samenmutterzellen nicht anerkennen, sondern nenne diese Gebilde nur Basalzellen, womit weiter nichts gesagt wird, als dass sie die Basis der sich entwickelnden Samenfädenbündel einnehmen. Was ihr weiteres Schicksal anlangt nach der Samenreife, so lassen Keferstein und Duval sie zu Grunde gehen, Bloomfield vermuthet dies als höchst wahrscheinlich, während M. v. Brunn sie bestehen lässt, um später neue Generationen von Samenzellen zu erzeugen. Ich muss mich ersteren Autoren anschliessen. Ich habe den mit grosser Bestimmtheit gemachten Angaben M. v. Brunn's gegenüber es für nöthig erachtet, die vorhergehenden Punkte eingehender zu diskutiren als ich dies sonst für geboten gehalten hätte.

In den Spermatogonien findet sich jener eigenthümliche dem Nebenkern der Spermatiden ähnliche Körper, dessen Vorkommen schon Nussbaum[1]) erwähnt bei Helix. Grobben[2]) beschreibt ein solches Gebilde bei Astacus fluviatilis, ferner bei Eupagurus Prideauxii und Eriphia spinifrons in den Spermatogonien. Er vermuthet, dass es aus dem Kern hervorgehe, da er es mit diesem bei Homarus durch Fäden zusammenhängen sah. Es verschwindet bei Ausbildung der Kernspindel. Letztere Angaben kann ich bei den Pulmonaten nur für die letzte Theilung der Spermatogonien, wodurch sie sich in Spermatocyten umwandeln, bestätigen. Strasburger[3]) beschreibt in den Pollenmutterzellen ein Element, welches er Sekretkörperchen nennt. Dieses tritt vor der Theilung auf und entsteht nach der Beschreibung dieses Autors aus dem Kerne.

---

1) Nussbaum, Ueber die Veränderungen der Geschlechtsprodukte bis zur Eifurchung. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 23.

2) Grobben, Beiträge zur Kenntniss der männlichen Geschlechtsorgane der Decapoden. Arbeiten aus dem zool. Inst. der Univ. Wien. 1878.

3) Strasburger, Ueber den Theilungsvorgang der Zellkerne und das Verhältniss der Kerntheilung zur Zelltheilung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXI.

Die Spermatiden zeichnen sich durch das Vorhandensein des Nebenskerns aus. Dieses Element, welches von v. la Valette St. George[1]) entdeckt wurde, hat die verschiedensten Deutungen erfahren. Einen Grund für die Differenzen in den Angaben der Autoren erwähnt W. Voigt[2]), indem er bemerkt, „dass man unter der allgemeinen Bezeichnung Nebenkörper offenbar Dinge ganz verschiedener Art zusammenfasst.“ Bei Helix wird die Sache noch dadurch komplizirt, dass dieser Körper hier jene merkwürdige Veränderung eingeht, wobei er, da er sein glänzendes Aussehen mehr und mehr verliert, sich leicht der Beobachtung entzieht. Indem nun zu gleicher Zeit ein glänzender homogener Kern in der Spermatide sich ausbildet, kann man leicht dahin gelangen, jene beiden Dinge zu verwechseln. Dem entsprechend lässt v. la Valette St. George bei Helix den Kopf des Spermatosoms aus dem Nebenkern entstehen, ein Irrthum, welcher bei den damaligen Hülfsmitteln nicht zu vermeiden war. Ebenso beschreibt Duval den Vorgang, nur nennt er den Nebenkern, welchen er gleichfalls nachher mit dem Kern verwechselt „corps céphalique.“ M. v. Brunn sah den Nebenkern bei den Pulmonaten überhaupt nicht. Nussbaum stimmt in seinen Angaben über dieses Element, nämlich, dass es ohne eine besondere Rolle zu spielen in dem Protoplasma der sich streckenden Spermatide bleibt und schliesslich zu Grunde geht, völlig überein mit dem, was ich gefunden. Dass es auch bei den Säugethieren keine bestimmte Aufgabe hat, dafür lieferte mir die Untersuchung des Kaninchens den Beweis. Schon A. v. Brunn[3]) erwähnt in den Samenzellen dieses Thieres das Vorkommen zweier Körper. Ich kann freilich der Deutung, welche er ihnen giebt, nicht beistimmen. Der eine dieser Körper in der Nähe des Kerns gelegen liefert die Kopfkappe, der andere etwas weiter entfernte geht, ohne Veränderungen weiter zu zeigen, schliesslich zu Grunde. Ersterer würde nach Voigt's Vorschlage als

1) v. la Valette St. George, Ueber die Genese der Samenkörper. II. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. III.

2) Walter Voigt, Ueber Ei- und Samenbildung bei Branchiobella. Arbeiten aus dem zool.-zoot. Inst. zu Würzburg. 1885.

3) A. v. Brunn, Beiträge zur Kenntniss der Samenkörper und ihrer Entwickelung bei Säugethieren und Vögeln. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XXIII. 1884.

Bildungskörperchen der Kopfkappe, letzterer als Nebenkern zu bezeichnen sein (Fig. 27 und 28).

Die Einstülpung des Kerns der Spermatide, wenn er sich zum Kopf des Spermatosoms umzubilden beginnt, erinnert an die merkwürdigen Strukturverhältnisse bei Spermatosomen der Decapoden, wie sie Grobben beschreibt.

Die Veränderungen in der gewundenen Struktur stehen auch nicht ohne Analoga da. Bei dem Stier findet sich an eben entwickelten Samenfäden, worauf schon Jensen[1]) aufmerksam machte, ein deutlich gewundenes Mittelstück. An reifen Samenfäden sieht man kaum noch die Spuren davon in Gestalt einer feinen Querstreifung des Mittelstücks (Fig. 18 und 19).

Einen Spiralfaden der Spermatosomen der Schnecken bildet O. S. Jensen[2]) bei Triopa claviger ab, Nussbaum desgleichen bei Helix. E. L. Mark[3]) erwähnt eine membran volatile bei einer grossen amerikanischen Limax. Leydig[4]) bildet die gewundene Struktur des Fadens ab, seine Deutung als Spiralfaden entspricht diesem Begriff nicht ganz. Ich fand einen eigentlichen Spiralfaden nur bei Helix und Succinea.

Ich glaube nun als Resultat der vorliegenden und meiner früheren Untersuchungen folgende Sätze für die Spermatosomen der Pulmonaten aufstellen zu können:

Die Entwicklung der Samenfäden bei den Pulmonaten geht von den Spermatogonien aus, welche, die ganzen Alveolen der Zwitterdrüse erfüllend, durch fortlaufende auf dem Wege der Karyokinese erfolgende Theilungen schliesslich die Spermatiden liefern.

Der Nebenkern hat bei der Spermatogenese keine nachweisbare Funktion zu erfüllen.

Die Spermatosomen bestehen aus einem Axenfaden, welcher sich durch Kopf und Schwanz erstreckt, und einer Hülle, welche in Form zweier gewundener Fäden ihn dicht umgiebt. Dazu kommt

---

1) O. S. Jensen, Recherches sur la Spermatogénèse. Archives de Biologie. T. IV. 1883.

2) O. S. Jensen, Die Struktur der Samenfäden. Bergen 1879.

3) E. L. Mark, Maturation, Fecundation and Segmentation of Limax campestris. Bulletin of the Museum of comparative. Zoology at Harvard College Cambridge. Cambridge Mass. U. S. 1881.

4) Leidig, Untersuchungen zur Anatomie und Histologie der Thiere. 1883.

bei einigen Gattungen (Helix, Carocolla, Succinea) noch ein Spiralfaden, der vom hintern Kopfende ausgehend in weiten Umgängen den Schwanz umschlingt. Ein Mittelstück fehlt.

Der Axenfaden geht aus dem primären Samenfaden hervor und besteht auch im Kopf aus unfärbbarem Protoplasma.

Zum Schlusse sei es mir gestattet, Herrn Professor v. la Valette St. George für die Freundlichkeit, mit welcher er mir die Literatur und die Hülfsmittel des anatomischen Instituts zur Verfügung stellte, meinen besten Dank zu sagen.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXIII.

Fig. 1. Samenfaden von Arion empiricorum (homog. Im. $^1/_{20}$).

Fig. 2. Samenfaden von Succinea Pfeifferi (homog. Im. $^1/_{20}$).

Fig. 3. Schnitt durch die Zwitterdrüse von Arion auf der Höhe der Entwicklung; in Müller'scher Flüssigkeit gehärtet mit Hämatoxylin gefärbt. B Kerne der Basalzellen. C Spermatiden. D Entwickelung der Samenkörper aus denselben. S Spermatogonien.

Fig. 4. Schnitt durch die Zwitterdrüse von Helix pomatia (in 0,2$^0/_0$-iger Chromsäure gehärtet mit Safranin gefärbt). Bei A Kerntheilungsfiguren, übrige Bezeichnung wie in Fig. 3.

Fig. 5—9. Aufeinander folgende Stadien der letzten Kerntheilung der Spermatogonien.

Fig. 10. Spermatogonie von Arion (homog. Im. $^1/_{12}$).

Fig. 11. Spermatogenie von Helix (homog. Im. $^1/_{12}$).

Fig. 12—17. Auf einander folgende Stadien der Entwicklung der Spermatosomen von Arion aus den Spermatiden (homog. Im. $^1/_{20}$). Frisches Präparat.

Fig. 18. Eben entwickelter Samenfaden vom Stier (homog. Im. $^1/_{20}$).

Fig. 19. Samenkörper desselben aus dem vas deferens (homog. Im. $^1/_{20}$.)

Fig. 20. Aus einem Schnittpräparat der Zwitterdrüse von Helix pomatia. Die Einstülpung des Kerns der Spermatide, sowie den Nebenkern zeigend. (In Flemming'scher Säuremischung gehärtet, mit Safranin gefärbt.)

Fig. 21—26. Aufeinander folgende Stadien der Entwicklung der Spermatosomen von Helix aus den Spermatiden (h. Im. $^1/_{20}$). Frisches Präparat.

Fig. 27. Spermatide aus dem Hoden des Kaninchens (h. Im. $^1/_{20}$).
Fig. 28. Weiteres Entwicklungsstadium derselben (h. Im. $^1/_{20}$).
Fig. 29. Schnitt durch eine Zwitterdrüse von Arion in einem sehr frühen Stadium (mit Chromsäure gehärtet, durch Safranin gefärbt). Bei o ein Ei. Verschiedene Spermatogonien sind in Theilung begriffen.

Spermatologische Beiträge.

Von

v. la Valette St. George.

Erste Mittheilung.

Hierzu Tafel XXIV und XXV.

In den nachfolgenden Mittheilungen gedenke ich, die Resultate gelegentlicher Untersuchungen über den Bau und die Entwickelung der Samenkörper im Thierreiche zu veröffentlichen. Möchten dieselben dem von mir vor mehreren Jahren aufgestellten Gesetze der Spermatogenese [1], welches vielfach den Beifall Kundiger gefunden hat, neue Gönner erwerben. Die Literatur soll vorläufig nur in soweit berücksichtigt werden, als sie sich auf das in Rede stehende Object bezieht.

Bombinator igneus.

Bau der Samenkörper.

Die anscheinend reifen d. h. jedes Anhanges von Zellsubstanz entbehrenden Spermatosomen der Unke zeigen, unter Wasser oder indifferenter Flüssigkeit untersucht, einen spindelförmigen 0,035 mm

---

1) Ueber die Genese der Samenkörper. Fünfte Mittheilung. — Die Spermatogenese bei den Säugethieren und dem Menschen. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. XV. 1878. S. 308.

bis 0,043 mm langen und in der Mitte 0,0025 mm breiten Körper. Das eine Ende desselben, welches ich als das obere oder vordere bezeichnen will, geht in einen hellen, 0,0025 mm langen, stumpfen, am Ende meist etwas verbreiterten Fortsatz aus, Taf. XXIV, Fig. 1—6, 8, 9 a, während das entgegengesetzte, hintere oder untere Ende, je nach der Lage des Samenkörpers, entweder einfach zugespitzt erscheint, oder in eine längere und in eine zweite, 0,012 mm kürzere, dieser mehr oder weniger anliegende, feine Spitze ausläuft. Fig. 1 und 2—6.

Die Oberfläche des Körpers lässt, namentlich unter Wasser, eine eigenthümliche geflechtartige Zeichnung erkennen, unter Jodserum erscheint sie glatter. Taf. XXIV, Fig. 1, 2, 3, 4 und 5 K.

Unterhalb des oberen Spitzchens beginnt eine Flimmerkrause, welche, mehr oder weniger spiralig gedreht, nach abwärts zieht, die untere Spitze frei lässt und von vorn nach hinten lebhaft undulirt. Taf. XXIV, Fig. 1—6, 8 S.

Die Flimmermembran sitzt nicht unmittelbar am Körper des Spermatosomen, sondern wird von einem dünnen, nach unten in die zweite längere, feinere Spitze ausgehenden Faden getragen. Dieser ist oben, dicht unter dem stumpfen Spitzchen, stets mit dem Körper verbunden, geht dann fast gerade nach abwärts oder windet sich mehr oder weniger um denselben herum. Taf. XXIV, Fig. 2—6 F. Er liegt dabei dem Körper dicht an, Taf. XXIV, Fig. 1, oder wird durch eine dünne Protoplasmaschicht mit ihm vereinigt, Taf. XXIV, Fig. 2 P, entfernt sich auch von diesem in Gestalt eines Zirkelschenkels oder einer Bogensehne bald in geringerer, bald in grösserer Ausdehnung. Letztere Erscheinung tritt leicht bei Wasserzusatz hervor.

Verhältnissmässig recht selten begegnet man solchen Spermatosomen, welche ganz frei sind vom Protoplasma ihrer Mutterzelle; meist hängt ihnen an irgend einer Stelle ein Rest der Spermatide[1]) an, der nach Zusatz von Wasser oder Speichel ganz besonders hervortritt. Es besteht dieser aus hyaliner Grundsubstanz, in wel-

1) Ich acceptire gern diese, von Semper vorgeschlagene und durch Walter Voigt in seiner trefflichen Arbeit: „Ueber Ei- und Samenbildung bei Branchiobdella" — Arbeiten aus dem zoologisch-zootomischen Institut in Würzburg von C. Semper. Bd. VII. Hft. III. 1885. S. 310 — eingeführte Bezeichnung für die aus der Vermehrung der Spermatocyten hervorgegangenen Zellen, welche sich in Spermatosomen direkt umbilden.

cher viele feine Körnchen eingebettet sind; andere gröbere, fettglänzende Körner scheinen dagegen nur zufällig anzuhaften, Taf. XXIV, Fig. 2—4, 6—11.

Die Körnchen zeigen lebhafte, tanzende Bewegung von ganz anderer Art, wie die des Flimmersaumes, welche noch fortdauert, nachdem diese längst aufgehört hat, auch selbst bei leichtem Jodzusatz nicht erlischt.

Sie hat die grösste Aehnlichkeit mit der Bewegung der Körnchen in den „Speichelkörperchen".

Auch losgelöste Protoplasmaballen lassen dieselbe noch eine Zeitlang wahrnehmen. Ganz anders wird das Bild, wenn derartige Reste von Zellsubstanz im Bereiche des Flimmersaumes liegen. Alsdann geht die Bewegung des letzteren in den Protoplasmaballen über; zu der Körnchenbewegung tritt noch eine zweite, welche die ganze Substanz des Klümpchens hin und her wogen lässt und dessen Umriss lebhaft verändert. Nicht selten zeigt jener Protoplasmarest Vacuolen, bald eine, bald deren mehrere.

Bei einzelnen Samenkörpern sieht man, meist vom untern Ende, bald vom Stützfaden des Flimmersaumes, Taf. XXIV, Fig. 4, bald vom Körper selbst, Fig. 5, gröbere bis haarfeine Fäden ausgehen, deren Länge, sehr verschieden, oft die des Körpers mehrfach übertrifft und bis zu 0,18 mm gemessen werden konnte. In Wasser und Speichel wurden sie selten, bei Zusatz von indifferenten Flüssigkeiten dagegen sehr häufig und am häufigsten bei Spermatiden beobachtet, deren Umwandlung zu Spermatosomen noch nicht beendigt war. Sie scheinen stets aus dem Protoplasma der Samenausbildungszellen hervorzugehen, Taf. XXIV, Fig. 4—11.

In einem Falle waren beide Enden des Spermatiden in einen solchen Faden ausgezogen, Taf. XXIV, Fig. 11 Pf, Pf.

Die Substanz dieser Fäden scheint sehr weich, zeigt zuweilen kleine Ringe, Fig. 9, oder Knötchen im Verlaufe des Fadens oder an dessen Ende, Fig. 4 und Fig. 8. Auch sah ich einmal an dem unteren Ende des Spermatosoms die Zellsubstanz in einen geknöpften Faden und daneben in eine amöboïde Platte auslaufen. Taf. XXIV, Fig. 8 P.

Diese Fäden treiben auch zuweilen seitliche Ausläufer.

Auch wurden ganz kurze Fädchen wahrgenommen, die vom Körper oder Wimpersaume ihren Ursprung nahmen, ebenso losge-

löste, längere und kürzere, welche in der Untersuchungsflüssigkeit umherschwammen. Selten sind diese Fäden starr, meist zeigen sie eine schwache, pendelnde, in kurzen Wellen undulirende Bewegung.

Ein Peitschen des Fadens in toto wurde bei ausgebildeten Spermatosomen niemals beobachtet, wie auch niemals dessen Schwingungen so stark wurden, als dass sie zu einer Fortbewegung des Körpers hätten Veranlassung geben können. Auch sah ich kürzere Fäden während der Beobachtung auftreten und wieder schwinden.

Unsere Färbungsmethoden tingiren den Körper stark; das vordere und hintere Spitzchen, der Flimmersaum nebst Faden bleiben heller. Von meinem Collegen Ungar darauf aufmerksam gemacht, dass schwache Anilinlösungen die Samenkörper färben, ohne ihre Bewegung zu beeinträchtigen, gebrauchte ich vielfach als Untersuchungsflüssigkeit Jodserum, welches mit Dahlia leicht tingirt war. Manches tritt dadurch sehr viel schöner hervor am lebenden Objecte — nicht einmal die amöboide Bewegung der Samenzellen wird dabei alterirt.

Bei der Untersuchung unter Jodserum stiess ich auf höchst eigenthümliche Bilder, die mir sonst nirgendwo während zahlreicher Beobachtungen über ähnliche Formen von Spermatosomen begegnet sind. Etwa eine Stunde nach dem Einlegen der frischen Samenkörper in Jodserum von solcher Concentration, dass es Protoplasma- und Flimmerbewegung lebhaft unterhält, beginnen die Samenkörper zu zerfallen. Es bleiben von ihnen zwei Theile übrig. Der eine hat die Form eines oben dickeren, abgestumpften, dann leicht gekrümmten, unten fein zugespitzten Stäbchens von der Form einer Reitpeitsche — er bildet den Rest des Körpers —, der andere zeigt ein um etwa ein Drittel längeres, stärker gekrümmtes, oben grob, unten sehr fein zugespitztes, zweites Stäbchen, als Rest des Fadens, an welchem sich der Flimmersaum noch eine Zeit lang vom dickeren zum dünneren Ende hin bewegt — Alles sehr scharf contourirt. Stets sind die beiden Stäbchen so nebeneinander gelagert, dass die dickeren Enden derselben die Spitze, die dünneren die divergirenden Schenkel eines Winkels bilden, bald in der Spitze dicht aneinander liegen, bald auch mehr oder weniger von einander getrennt, wobei meist das kürzere das längere an dieser Stelle überragt, Taf. XXIV, Fig. 12 K, F.

Um die Stäbchen liegt eine feinkörnige, zuweilen streifige Masse, welche nach und nach in der Untersuchungsflüssigkeit zergeht. Taf. XXIV, Fig. 13, 14, 15 x.

Das kürzere Stäbchen mass 0,026—0,035 mm, das längere 0,035—0,043.

Diese Stäbchen sind offenbar die Skelettheile von Körper nebst Stützfaden.

Zusatz von Jod, in Jodkalium gelöst, lässt dieselben, wenn auch nicht so bestimmt, in der umgebenden, leichter gefärbten Masse hervortreten.

Fasse ich vorstehende Angaben kurz zusammen, so ergibt sich über die Structur der ausgebildeten Samenfäden der Unke Folgendes: Es bestehen die Spermatosomen der Unke aus einem spindelförmigen Körper, welcher an dem einen Ende in ein helles stumpfes Spitzchen ausläuft, an dem andern in eine feine Spitze ausgezogen ist. Dicht hinter dem vorderen Spitzchen legt sich an den Körper ein Faden an, welcher, an dem Körper entlang verläuft und am untern Ende diesen überragt. Mit dem oberen Ende ist der Faden stets fest am Körper vereinigt, in der Mitte und am untern Ende häufig von demselben getrennt. Der Faden trägt den Flimmersaum, welcher jedoch eher endigt, als jener aufhört. Die Bewegung der Flimmerkrause geht von den kurzen, stumpfen Spitzen nach den längeren, feinen, spitzen Enden. Höchst wahrscheinlich wird das ganze Spermatosom von einem Protoplasmamantel umgeben, dessen Contractilität im Bereiche des Flimmersaumes besonderen Ausdruck findet.

Der Samenkörper biegt und streckt sich wurmförmig. Da er sich, wie es scheint, auch mehr oder weniger um seine Längsachse drehen kann, so folgt der Flimmersaum in einer engeren oder weiteren Spirale und versetzt durch seine Thätigkeit den Körper in eine rotirende Vorwärtsbewegung.

Es könnte nun die Frage aufgeworfen werden, ob die in dieser Weise beschriebenen Spermatosomen auch wirklich den letzten Grad ihrer Entwickelung erreicht hätten, ob nicht vielleicht noch weitere Veränderungen mit ihnen vorgehen könnten, insbesondere der Faden nebst Flimmersaum sich strecke in der Richtung der Längsachse des Körpers.

Form und Bewegung dieser Samenkörper haben etwas so eigenartiges, sind so verschieden, sowohl von denen der übrigen

Anuren, wie der Urodelen, dass eine derartige Frage wohl berechtigt wäre.

Ihre sichere Beantwortung stösst jedoch gerade bei Bombinator auf besondere Schwierigkeiten.

Dass die direkt dem Hoden entnommenen Samenkörper stets in Bezug auf ihre Reife verdächtig sind, versteht sich von selbst.

Erweiterungen der Harn-Samen-Ausführungsgänge an deren unterm Theile, welche als Samenblasen anzusprechen wären, besitzt die Unke bekanntlich nicht.

Nach v. Wittich[1]) fungiren als solche die über den lateralen Rand der Nieren herausragenden, blinden Enden jener Ausführungsgänge, welche zur Laichzeit ganz mit Samen erfüllt sein sollen.

Zu dieser Aeusserung ist wohl v. Wittich durch die eigenthümliche weissliche Farbe des Blindsackes veranlasst worden.

Dieselbe rührt jedoch, wie uns Leydig[2]), welcher den Harnsamengang der Unke zu derselben Zeit, jedoch sehr viel eingehender untersucht hat, mittheilt, von der feinkörnigen Masse her, welche das dem Lumen des Kanals zugekehrte Ende der, diesen auskleidenden, langen Cylinderzellen erfüllt.

Bei Unken-Männchen, welche die Weibchen noch umklammert hielten und strotzend angeschwellte Hoden zeigten, fand ich Samenkörper im oberen, wie unteren Theile des Ausführungsganges, jedoch nur in verhältnissmässig geringer Anzahl.

Sie unterschieden sich in keiner Weise von denen, welche dem Hoden direkt entnommen wurden.

Demnach möchte ich die oben beschriebene Form für die definitive ansprechen.

Die ersten Mittheilungen über die Samenkörper der Unke wurden, so viel ich weiss, von R. Wagner und R. Leuckart gemacht[3]). Die Verfasser beschreiben das Spitzchen als „again

1) Beiträge zur morphologischen und histologischen Entwickelung der Harn- und Geschlechtswerkzeuge der nackten Amphibien. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bd. IV. 1853. S. 135.

2) Anatomisch-histologische Untersuchungen über Fische und Reptilien. 1853. S. 73. Taf. III. Fig. 25 c, Fig. 26 b.

3) Todd, Cyclopaedia of anatomy and physiology. Vol. IV. 1849. p. 481. Fig. 341.

rather enlarged, and flattened". Der Flimmersaum wurde als umgeschlagener und zurücklaufender Schwanzfaden gedeutet.

Dann hat v. Siebold[1]) sich in sehr eingehender Weise mit ihnen beschäftigt und namentlich den Flimmersaum recht genau beschrieben. Auch vermochte er den zweiten dünneren und längeren Theil des Samenkörpers zu unterscheiden und sah an diesem den undulirenden Hautsaum herablaufen.

Ausführliche Untersuchungen über Form und Bewegung der Spermatosomen der Unke hat uns Eimer mitgetheilt[2]). Er deutet das den Flimmersaum tragende Stäbchen als Schwanz des Samenkörpers, welcher in die Concavität des halbmondförmigen Kopfes hineingeklappt sei und das, diesem häufig ansitzende und im Wasser aufquellende „Bläschen", dessen bereits v. Siebold Erwähnung gethan, als ein Häufchen Protoplasma.

Zu dieser Darstellung ist nur zu bemerken, dass der eingeklappte Schwanz weder früher aufgeklappt war, noch es, allem Anschein nach, jemals wird.

Das „Bläschen" ist gewiss nur ein Rest der Zellsubstanz der Spermatide, welche ihre amöboide Bewegungsfähigkeit beibehalten hat, daneben jedoch auch unter Umständen molekulare Körnchenbewegung zeigt.

Leydig[3]) schloss sich Eimers Auffassung an, sowohl in Bezug auf den Bau der in Rede stehenden Samenkörper, als auch in Betreff der Strömungen der Substanztheilchen der Protoplasma-Reste und des Flimmersaumes.

Nach einer zweiten Untersuchung des Gegenstandes[4]) beschreibt er das „Kopfstück" als platt und leicht spiralisch gedreht, lässt es in Innensubstanz und zackig vorspringende Wandschicht zerfallen und in eine helle lange Spitze auslaufen, von entschieden

1) Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bd. II. 1850. S. 356. Taf. XXI. Fig. 4—11.

2) Untersuchungen über den Bau und die Bewegung der Samenfäden. Verhandlungen der physik.-med. Gesellschaft in Würzburg ds. J. Bd. VI. Separat-Abdruck S. 22. Fig. 12.

3) Die anuren Batrachier der deutschen Fauna. 1877. S. 60. Taf. V. Fig 51.

4) Untersuchungen zur Anatomie und Histologie der Thiere. 1883. S. 111. Taf. VIII Fig. 88.

blasserer Beschaffenheit, mit plötzlicher Grenze nach hinten, gedenkt auch eines blasigen kernartigen Gebildes, welches er, verschieden von den scharfgerandeten Kernen der Samenzellen, mit einem „Secretbläschen“ vergleicht.

Die neuesten Angaben über den Bau der Samenkörper der Unke verdanken wir Pflüger[1]). Er beschreibt am vorderen Kopfende ein kurzes Spitzchen, dessen Ende etwas abgestumpft sei. Ich kann diese Beobachtung durchaus bestätigen. S. Taf. XXIV, Fig. 1—6, 8, 9 a.

Die von Leydig beschriebene „lange helle Spitze“, welche sich am Kopfstück abgliedern soll, hält Pflüger für einen Fortsatz der Mutterzelle des Spermatozoons. Vergleicht man Leydig's Fig. 51 (Eckfigur nach rechts) der vorletzten Abhandlung mit Fig. 88 der letzten Arbeit, so wird man allerdings finden, dass auf der einen der Faden des Flimmersaums der längere ist, während sich auf der andern der Körper in eine längere Spitze fortsetzt. Worauf dieser Mangel an Uebereinstimmung zwischen den beiden Zeichnungen desselben Autors beruht, weiss ich nicht; beide widersprechen sich und entsprechen nicht ganz der Natur; vielleicht ist ein Versehen des Lithographen daran Schuld. Ein besseres Bild giebt die zweite Abbildung bei Fig. 51.

Pflüger lässt das Spermatosom des Bombinator aus einem spindelförmigen Kopf und einem einfachen, ungeheuer (bis 0,189 mm) langen, fadenförmigen Schwanze bestehen.

Dass diese Fäden vorkommen, habe ich vielfach, wie oben bemerkt, constatiren können, muss sie jedoch nach meinen Erfahrungen für solche Protoplasma-Fortsätze halten, denen die Bedeutung eines wirklichen Schwanzfadens nicht zuzusprechen ist. Ich fand sie ja ausgehen bald vom Faden des Flimmersaums Taf. XXIV, Fig. 4, bald vom Körper, Fig. 5, und sah sie direkt von der Zellsubstanz entspringen, Fig. 6—10, sogar von beiden Enden der Spermatide, Fig. 11, am häufigsten an unreifen, noch in der Samenzelle liegenden Spermatosomen, wovon noch weiter unten die Rede sein wird.

Derartige Fäden, welche als Ausdruck einer höchst energi-

---

1) Untersuchungen über Bastardirung der anuren Batrachier und die Principien der Zeugung. Pflüger's Archiv f. d. ges. Physiologie. Bd. XXXII. 1883. S. 550.

schen Protoplasmabewegung anzusehen sind, können der Bildung von Schwanzfäden vorausgehen, sich sogar in diese umwandeln, wie ich bei anderen Gelegenheiten oft genug beobachtet habe.

Die von Pflüger angegebene Thatsache ist demnach durchaus nicht zu bestreiten, und ist merkwürdig genug, lässt jedoch eine andere Deutung zu.

Die weitere Differenz in der Anschauung beider Autoren erklärt sich wohl daraus, dass Pflüger den die Flosse tragenden Faden sammt jener dem „Kopfe" zurechnet, während Leydig ihn, wie auch Eimer, als „Schwanzfaden" bezeichnet, welcher gegen die Aushöhlung des Kopfes eingeschlagen erscheine.

Um Missverständnissen vorzubeugen, hielt ich es für zweckmässiger, beide Ausdrücke gänzlich zu vermeiden.

Entwickelung der Samenkörper.

Bereits in meiner vierten Mittheilung über die Genese der Samenkörper[1]) konnte ich die Unke als sehr geeignetes Untersuchungsobject empfehlen.

Pflüger's interessante biologische Angaben über Bombinator igneus[2]) geben dazu den Schlüssel. Da die Brunst dieses Thieres vom Frühjahr bis in den Herbst andauert, so ist man in der Lage, während des ganzen Sommers die Spermatogenese in allen ihren Stadien verfolgen zu können.

In der Hauptsache auf meine frühere Darstellung verweisend, möchte ich hier nur noch einiges Neue beifügen, was mich stärkere Linsen und verbesserte Methoden erkennen liessen.

Nach mir hat meines Wissens nur Nussbaum die Spermatogenese der Unke untersucht und seine Beobachtungen in der bekannten und geschätzten Abhandlung „Zur Differenzirung des Geschlechts im Thierreich" [3]) niedergelegt.

Ganz besonders interessirte mich der Theilungsmodus der

1) Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. XII. 1876. S. 806.

2) l. c. S. 254.

3) Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. XVIII. 1880. S. 42.

Spermatogonien und Spermatocyten, nachdem Flemming[1]) uns auf die Bedeutung der Karyomitose bei der Samenentwickelung aufmerksam gemacht hat.

Recht schöne und zahlreiche Präparate gewann ich von Spermatogonien mit einfachem Kern, Taf. XXV, Fig. 18 und solchen, deren Kerne in lebhafter Abspaltung begriffen waren, Taf. XXV, Fig. 19 und 25.

Dann fand ich eine Zellvermehrung innerhalb der Follikel, welche aus directer Abspaltung der Spermatogonien hervorgegangen zu sein schien, Taf. XXV, Fig. 20, 21 und 24. Daneben jedoch wurden, wenn auch verhältnissmässig äusserst selten, prägnante Bilder von mitotischer Kerntheilung der Ursamenzellen wahrgenommen, Taf. XXV, Fig. 22 und 34, wie solche von Swaen und Masquelin[2]) bei Selachiern und dem Salamander und von Nussbaum[3]) bei Rana fusca beschrieben worden sind.

Ob die Kernspaltung zur directen Kerntheilung führt oder nur als Einleitung zur Mitose auftritt, darüber bin ich nicht ins Reine gekommen.

Nach Flemming'scher Methode behandelt, gaben die Spermatocyten die schönsten Bilder von Karyomitose, Taf. XXV, Fig. 16 und 17. In einer und derselben Spermatocyste fand ich fast alle Phasen von mitotischer Vermehrung der Spermatocyten, Taf. XXV Fig. 17.

Dagegen wollte es mir nicht gelingen, an den Spermatocysten eine doppelte Umhüllung zu erkennen. Ich möchte demnach die Möglichkeit nicht ausschliessen, dass die Follikelhaut, welche stets die Spermatogonie umschliesst, wovon man sich mit Leichtigkeit überzeugen kann, als Cystenhaut weiter fungirt. Diesem Thema gedenke ich späterhin noch eine besondere Untersuchung zu widmen.

Die Umwandlung der Spermatiden in Spermatosomen habe

---

1) Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen II. Theil. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. XVIII. 1880. S. 233.

2) Étude sur la Spermatogénèse. Archives de biologie. Tome IV. 1883. p. 756, Pl. XVII. Fig. 1 etc. p. 780, Pl. XXV. Fig. 1 et 2.

3) Ueber die Veränderung der Geschlechtsproducte bis zur Eifurchung; ein Beitrag zur Lehre von der Vererbung. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. XIII. 1884. S. 193. Taf. XI, Fig. 51 und 52.

ich ziemlich in allen ihren Stadien verfolgen können und auf Taf. XXV, Fig. 26 bis 33 darzustellen versucht.

Der Umfang des Spermatidenkerns wird verringert, sodass zwischen ihm und dem Protoplasma sich ein Zwischenraum bemerkbar macht. Der Kern selbst erscheint homogen, glänzend, zuweilen höckerig oder von kleinen Hohlräumen durchsetzt, Taf. XXV, Fig. 26. Dann wird er wieder glatt und zieht sich in die Länge aus als Körper des Spermatosoms, Taf. XXV, Fig. 27—32.

Bei der Untersuchung unter Jodserum zeigte das Protoplasma der Spermatiden in jenen Stadien ganz regelmässig eine Vacuole, wie solches Leydig (l. s. c.) bereits angemerkt hat. Diese scharf begrenzten Hohlräume, die weder mit einem Kern noch Nebenkern irgend welche Aehnlichkeit haben, können auch doppelt oder in mehrfacher Zahl und verschiedener Grösse vorkommen.

Gleichzeitig mit ihnen sah ich häufig einen oft sehr langen Faden aus der Zellsubstanz hervortreten. Das lebhafte Peitschen und Schlagen des Fadens bewegte das ganze Spermatosom und gab ihm nebst der Vacuole auf den ersten Anblick das Ansehen eines Flagellaten. Diese lange Geissel ist jedoch nichts Bleibendes, doch glaube ich, dass ihr oberer Theil, nachdem sie sich wieder verkürzt hat, zum Stützfaden des Flimmersaumes wird und dieser letztere aus dem übrigen Protoplasma hervorgeht.

Es weisen darauf hin die Bilder, welche ich auf Taf. XXV, Fig. 31 und 32 wiedergegeben habe.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXIV und XXV.

Tafel XXIV.

Fig. 1. Samenkörper von Bombinator igneus. a: Spitzchen, K: Körper, S: Flimmersaum. Frisch in Wasser.

Fig. 2. Samenkörper. a: Spitzchen, K: Körper, S: Flimmersaum, F: Faden, welcher den Flimmersaum trägt. P: Protoplasmarest zwischen Körper und Faden. Frisch in Wasser.

Fig. 3. Samenkörper. a: Spitzchen, K: Körper, S: Flimmersaum, F:

Faden, an welchem der Flimmersaum befestigt ist, P: Protoplasmaballen. Frisch in Wasser.

Fig. 4. Samenkörper. a: Spitzchen, K: Körper, S: Flimmersaum, F: Stützfaden des Flimmersaumes, P: Protoplasma, welches Körper und Faden verbindet und über das Ende des letzteren sich in einen feinen, am Ende mit einem Knöpfchen versehenen Faden Pf fortsetzt. Frisch in Jodserum.

Fig. 5. Samenkörper. a: Spitzchen, K: Körper, S: Flimmersaum, Pf: Faden, welcher vom spitzen Ende des Körpers ausgeht. Frisch in Jodserum.

Fig. 6. Spermatide. a: Spitzchen, K: Körper, F: Faden, S: Flimmersaum, P: Rest von Zellsubstanz, welcher sich in einen Faden auszieht. Kochsalzlösung von 0,5 %.

Fig. 7. Spermatide. K: Körper, P: Protoplasma, welches in einen Faden ausläuft. Kochsalzlösung von 0,5 %.

Fig. 8. Spermatide mit entwickeltem Spermatosom. a: Spitzchen, K: Körper, S: Flimmersaum, P: Protoplasma, welches in einen schwingenden Faden und in eine amöboïde Platte ausläuft. Pf: Protoplasmafaden mit Knöpfchen. Kochsalzlösung von 0,5 %.

Fig. 9. Spermatide. a: Spitzchen des Spermatosom, K: Körper, P: Protoplasma mit Faden Pf, Kochsalzlösung von 0,5 %.

Fig. 10. Spermatide. K: Körper, P: Zellsubstanz, welche in einen sehr langen, feinen Faden Pf ausgeht. Kochsalzlösung von 0,5 %.

Fig. 11. Spermatide. K: Körper des Spermatosom, P: Protoplasma, welches von beiden Enden des Samenkörpers in einen feinen Faden Pf ausläuft. Kochsalzlösung von 0,5 %.

Fig. 12. Skelet des Spermatosoms, durch Maceration in Jodserum gewonnen. K: Körper, F: Faden, S: Flimmersaum.

Figg. 13, 14, 15. In derselben Weise hergestellte Präparate von Samenkörpern. K: Körper, F: Faden, S: Flimmersaum, x aufgeblähter Rest der Umhüllungssubstanz der beiden Skelettheile.

Tafel XXV.

Fig. 16. Spermatocyste mit Spermatocyten erfüllt, welche in indirecter Theilung begriffen sind. Ch: Cystenhaut, Ck: Cystenkerne, St: Spermatide. Flemming'sche Mischung, Dahlia, Glycerin (1 Glyc., 1 Alc., 1 Aqu.)

Fig. 17. Aus dem Inhalte derselben Cyste. Mitosen der Spermatiden. Flemming'sche Mischung, Dahlia, Glycerin.

Fig. 18. Spermatogonie mit einfachem Kern, von der Follikelhaut umgeben. Fh: Follikelhaut, Fk: Follikelkerne, K: Wandkerne. Alc., Alauncarmin, Glycerin.

Fig. 19. Spermatogonie im Follikel mit Andeutung von beginnender Kerntheilung. Fh: Follikelhaut. Fk: Follikelkern. Fl. M., Glyc.

Fig. 20. In zwei Zellen getheilte Spermatogonie. Fh: Follikelhaut, Fk: Follikelkern. Fl. M., Hämatoxylin.

Fig. 21. Spermatogonie in vier Zellen getheilt. Fh: Follikelhaut, Fk: Follikelkerne.

Fig. 22. Spermatogonie mit Kernfigur. Fh: Follikelhaut, Fk Follikelkern. Fl. M., Alauncarmin.

Fig. 23. Spermatogonie mit Kernfäden. Fh Follikelhaut, Fk: Follikelkerne. Fl. M., Hämatoxylin.

Fig. 24. Spermatogonie in drei Zellen getheilt. Fh: Follikelhaut, Fk: Follikelkerne. Fl. M., Hämatoxylin.

Fig. 25. Zwei Spermatogonien mit Kernspaltung in der Follikelhaut. Fh: Follikelhaut, Fk: Follikelkern. Alc., Alauncarmin.

Fig. 26. Spermatide mit verkleinertem Kern. Stk: Spermatidenkern. Jodserum, Dahlia.

Fig. 27. Spermatide mit glattem hellem Kern, Vacuole und Protoplasmafaden. Stk: Kern, V: Vacuole, Pf: Protoplasmafaden. Jods., Dahlia.

Fig. 28. Spermatide mit Kern, zwei Vacuolen und Protoplasmafaden. Stk: Kern, V: Vacuolen, Pf: Protoplasmafaden. Jods., Dahlia.

Fig. 29. Spermatide mit länglichem Kern, Vacuole und Protoplasmafaden. Stk. Kern, V: Vacuole, Pf: Protoplasmafaden. Jods., Dahlia.

Fig. 30. Spermatide mit spindelförmigem Kern, Vacuole und Protoplasmafaden. Stk: Kern, V: Vacuole, Pf: Protoplasmafaden, Jods., Dahlia.

Fig. 31. Spermatide mit Körper des Spermatosom und Flimmersaum, der in den Protoplasmarest übergeht. K: Körper, F: Faden, S: Flimmersaum, P: Protoplasmarest, V: Vacuolen. Jods., Dahlia.

Fig. 32. Spermatide mit Körper und aufgerolltem Faden im Protoplasma. K: Körper, F: Faden, P: Protoplasmarest. Fl. M., Dahlia.

Fig. 33. Spermatocyste mit Spermatiden erfüllt, deren Vacuolen durch die Cystenhaut durchscheinen. Ch: Cystenhaut, CK: Cystenkerne, V: Vacuolen. Jods., Dahlia.

Fig. 34. Spermatogonie in Karyomitose. Fh: Follikelhaut, Fk: Follikelkern. Fl. M., Dahlia.

(Aus dem anatomischen Institute zu Berlin.)

Die Entwicklung der Spermatozoiden.

Von

Dr. **D. Biondi.**

Hierzu Tafel XXVI, XXVII und ein Holzschnitt.

I.

Noch vor wenigen Jahren war es nicht schwierig, sich nach dem Stande unserer damaligen Kenntnisse über die Spermatogenese eine bestimmte und klare Vorstellung zu verschaffen. Heutzutage können wir das nicht mehr sagen; durch zahlreiche neue Arbeiten sind zwar unsere Kenntnisse bezüglich dieses Vorganges ausserordentlich vermehrt, aber unter bedeutender Einbusse an Klarheit und Einigkeit in den Anschauungen.

Kölliker[1]), Henle[2]) und Andere fanden in den Samenkanälchen nur zwei Arten von aufeinander folgenden runden Zellen mit verschieden grossen Kernen; diese gaben nach ihnen in letzter Metamorphose die Samenfäden. Sertoli[3]) aber beschrieb im Jahre 1865 noch andere eigenthümliche Elemente, die der Kanälchenwand mit der Basis aufsitzend und mit dem Körper durch die dichte Schicht von runden Zellen hindurchgehend, in das Kanälchenlumen vorragten, wo sie oft verzweigt erschienen. Später theilte Sertoli[4]) dasselbe Element in peripherisches Ende oder Ba-

1) A. Kölliker, Physiologische Studien über die Samenflüssigkeit. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, herausgegeben von v. Siebold und Kölliker. Siebenter Band. 1856. S. 262. 270.

2) J. Henle, Handbuch der systematischen Anatomie des Menschen. 1. Auflage. 1866. S. 356. II. Auflage. 1874. S. 370.

3) E. Sertoli, Dell' esistenza di particolari cellule ramificate nei canalicoli seminiferi del testicolo umano. Giornale Morgagni. Anno 1865. p. 31. — Osservazioni sulla struttura dei canalicoli seminiferi. 1ª. Communicazione preventiva. Gazzetta Medica Italiana. 1871.

4) E. Sertoli, Struttura dei canalicoli seminiferi e sviluppo dei nemaspermi del ratto. Torino. Vincenzo Bona. 1878. p. 10—20.

sis, Körper und centrales Ende, denen er ganz bestimmte Charactere gab. Die breite, abgeplattete Basis stehe in ihrem ganzen Umfange ohne Grenzlinie in direkter Berührung mit den benachbarten gleichwerthigen Elementen und, in der Regel wenigstens, auch mit der Kanälchenwand. Sie enthalte einen kugeligen oder ovalen Kern mit doppelt contourirter Membran, durchsichtigem homogenem Inhalt und relativ grossem Kernkörperchen. Der Körper habe eine prismatische Gestalt mit unregelmässigen, gezackten und unbestimmten Contouren. Das centrale Ende, das in das Kanälchenlumen vorspringe, sei glatt und rund oder tief gezackt, je nach dem Verhältniss zu den Nachbar-Elementen und nach der Härtungsflüssigkeit, die benutzt sei. Was die Function betrifft, so meint Sertoli, dass möglicherweise diese Elemente denselben sekretorischen Werth wie cylindrische Drüsen-Epithelien hätten und bezeichnet sie daher als epitheliale, verzweigte und fixe Zellen im Gegensatz zu den mobilen, repräsentirt durch die runden Zellen.

Viele Beobachter, wie Kölliker[1]), Boll[2]), v. La Valette[3]), Merkel[4]), Henle[5]) etc. bestätigten nun das neue von Sertoli gefundene Element und zwar gaben Merkel und Henle demselben den Namen „Stützzelle", indem sie annahmen, dass dasselbe dazu da sei, um dem beträchtlichen Zelleninhalt der Samenkanälchen als eine Art Gerüst zu dienen.

Wie man sieht, wird die alte Ansicht über den Ursprung der Samenfäden durch diese Befunde nicht erschüttert, indem auch Sertoli dieselben von den runden Zellen des Samenkanälchen-Inhaltes ableitet.

Im Jahre 1871 unterlagen jedoch diese Anschauungen durch die Arbeit v. Ebner's[6]) einer völligen Umwälzung. Die Samen-

---

1) Kölliker, Gewebelehre. 5. Aufl. S. 531.

2) Boll, Beiträge zur mikroskop. Anatomie der acinösen Drüsen. Inaugural-Dissertation. Berlin 1869. p. 21.

3) v. La Valette, Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben. p. 527.

4) Merkel, Göttinger Nachrichten. 1869. Nr. 1. — Reichert's u. du Bois-Reymond's Archiv. 1871. S. 1.

5) Henle, Handbuch der systematischen Anatomie des Menschen. 1874. Bd. II. L. II. S. 370.

6) Victor v. Ebner, Untersuchungen über den Bau der Samenkanälchen

fäden stammen nach des Letzteren Untersuchungen nicht von den runden Zellen, sondern direkt von den oben genannten Elementen, die desshalb Spermatoblasten genannt wurden. Dies Element allein ist von Bedeutung für die Samenfädenbildung, während die anderen, runden Zellen, obwohl sie den grösseren Theil des Samenkanälcheninhalts bilden, nur Abkömmlinge von weissen Blutkörperchen seien und eine nebensächliche Rolle spielten. Sie bilden durch Umwandlung und spätere Auflösung die Zusatzflüssigkeit, welche die Fortleitung der Samenfäden zu erleichtern bestimmt ist. Die Spermatozoiden aber stammen von dem nackten Protoplasma des centralen Endes der Spermatoblasten. Man sehe hier einen runden Kern — Kopf — erscheinen, bald darauf die Verästelung in Lappen, von denen Mittelstück und Schwanz der Samenfäden stammen.

Die v. Ebner'sche Theorie gab Anlass zu zahlreichen neuen Arbeiten, die jedoch in ihren Resultaten weit auseinander gingen. Zusammenfassend kann man kurz sagen, dass Sertoli[1]), v. La Valette St. George[2]), Merkel[3]), Henle[4]) und neuerlich Renson[5]), Swaen, Masquelin[6]) und Wiedersperg[7]) gegen die Ebner'sche Theorie sich erklären, während Neumann[8]), Krause[9]), v. Mihal-

---

und die Entwicklung der Spermatozoiden bei den Säugethieren und beim Menschen. 1872.

1) E. Sertoli, l. c.

2) v. La Valette, Ueber Genese der Samenkörper. Archiv. f. mikrosk. Anatomie. V. Mittheilung. XV. Band. 1878.

3) Merkel, Reichert's und du Bois-Reymond's Archiv. 1871. S. 644. — Merkel, Untersuchungen aus dem anatomischen Institute in Rostock. 1874. S. 29.

4) Henle, l. c.

5) Renson, De la Spermatogénèse chez les mammiferes. Archives de Biologie. 1882.

6) Swaen et Masquelin, Etude sur la Spermatogénèse. Archives de Biologie. 1883. Tome IV. Fascicule IV. Pag. 791. 798.

7) Wiedersperg, Archiv f. mikrosk. Anatomie. 1885. Bd. 25. I. Heft. — Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Samenkörper. — S. 113—130.

8) C. Neumann, Centralblatt für die medicinischen Wissenschaften. 1872. S. 881. Ueber die Entwicklung der Samenfäden. Zweite vorläufige Mittheilung.

9) W. Krause, Allgemeine und mikroskop. Anatomie. 1876. S. 254.

kovics[1]), Frey[2]), Müller[3]), Toldt[4]) u. A. sich derselben anschliessen.

Die erstgenannten Forscher, besonders Sertoli und Merkel, beschreiben sorgfältig die einzelnen Umwandlungen, die die Hodenzellen erleiden. Zuerst verwandeln sich die Zellen, welche an der Kanälchenwand haften (Keimzellen nach Sertoli), allmählich in grössere Zellen, die er „Samenzellen" (cellule seminali) nennt und später in die sogenannten Nematoblasten, aus denen weiterhin die Nemaspermen oder Spermatozoiden hervorgehen. Der Kern des runden Elements jüngster Generation — Nematoblast — rückt nach dem peripherischen Pole der betreffenden Zelle, um dort den Kopf zu bilden, indessen von dem gegenseitigen Zellen-Pole der Schwanz und das Mittelstück des Samenfadens entspringt. Nach Sertoli-Merkel's Meinung findet man die Nemaspermen bereits in die Körper der Epithelial- oder Stützzellen eingelagert, wenn die Entwicklung derselben begonnen hat. Die ersten Erscheinungen der Abgrenzung des Kopfes zeigen sich schon, wenn das Faden bildende Element in die an der Seite der Stützzellen befindlichen Nischen einrückt (Merkel), welche nach Sertoli erst durch den Druck von Seiten der runden Zellen entstehen sollen. So lässt sich, ohne die Entwicklung der Nemaspermen aus den runden Elementen in Zweifel zu ziehen, ihre Vereinigung in Bündel um die Stützzellen erklären. Bestätigung findet ferner diese Auffassung durch die Thatsache, dass stets neben den in den Nischen liegenden Nemaspermen jüngere Form der letzteren frei zu finden sind.

Die Anhänger der Ebner'schen Theorie beschreiben die Spermatoblasten eingehend und verfolgen in allen Stadien die Entwicklung der Spermatozoiden aus denselben. Neumann besonders lässt vermittelst freier Kernbildung den Kopf des Spermatozoiden aus dem Spermatoblasten hervorgehen und will häufig ganz

1) V. v. Mihalkovics, Beiträge zur Anatomie und Histologie des Hodens. S. 228—236. — (Abdruck aus den Berichten der math.-phys. Classe der Königl. Sächs. Gesellschaft der Wissenschaften. 1873.)

2) H. Frey, Grundzüge der Histologie. 1885. S. 198. Desselben Lehrbuch der Histologie und Histochemie. 1876. S. 608.

3) Müller, Anatomie und Physiologie des Rindes. 1876. I. Theil der Rindviehzucht von Fürstenberg und Rode.

4) C. Toldt, Lehrbuch der Gewebelehre. 1877.

abgetrennte Theile des Spermatoblasten im Kanälchenlumen gefunden haben, welche dann einen ganz anderen Ursprung der Nematospermen vertäuschen und so die Auffassung Merkel's und Sertoli's erklären könnten.

Zwischen diesen weit auseinandergehenden Meinungen der verschiedenen Autoren nimmt nur Blumberg[1]) einen vermittelnden Standpunkt ein. Er behauptet, dass möglicherweise die Samenfäden sowohl von den Spermatoblasten als auch von den runden Zellen abstammen könnten.

So lagen die Verhältnisse, als ich, um mir selber ein Urtheil zu bilden, im vorigen Jahre diesen Gegenstand zu studiren begann, in Folge einer Aufforderung Seitens des Prof. Waldeyer, dem ich hiermit meinen wärmsten Dank ausspreche.

II. Untersuchungsmethode.

Anfangs beschränkte ich mich auf die Untersuchung von Ratten- und Stierhoden, also dieselben Untersuchungsobjecte, welche hauptsächlich von den früheren Forschern gewählt worden waren, dann dehnte ich, um die gewonnenen Resultate in weiterem Umfange zu bestätigen, meine Studien auf Kater, Hund, Kaninchen, Meerschweinchen, Pferd, Schwein, Java-Affe, Antilope (Portax picta), Rana temporaria und Triton taeniatus aus.

Fast immer habe ich, um die Modificationen, denen die primitiven Elemente unterliegen, besser zu verstehen, die Hoden von ganz jungen und von erwachsenen Thieren derselben Species bearbeitet.

Um die Kenntniss der verschiedenen Theile des Samenkanälcheninhalts zu erleichtern, habe ich oft die Elemente in absolut frischem Zustande in indifferenten Medien untersucht. Unter diesen fand ich die Augenflüssigkeit, dem Untersuchungsthier entnommen, oder Jodserum in geeigneter Concentration am vortheilhaftesten.

Wichtiger sind die Untersuchungen der in lebensfrischem Zustande gehärteten Präparate. Zur Härtung habe ich alle von den

---

1) A. Blumberg, Ueber die Entwickelung der Samenkörperchen des Menschen und der Thiere. Königsberg i. Pr. 1873.

früheren Autoren angegebenen Mittel benutzt, aber zweifelsohne verdient die Flemming'sche Flüssigkeit — 15 Thl. 1% Chromsäure, 4 Thl. 2% Osmiumsäure, 1 Thl. Acid. acet. glaciale —, welche bisher (abgesehen von Grünhagen, s. dessen vorläufige Mitth. Centlb. 1885, Juli) noch nicht bei den Hodenuntersuchungen angewandt worden ist, den unbestrittenen Vorzug. Gewöhnlich liess ich die Flemming'sche Flüssigkeit auf ganz kleine Stücke 24—28 Stunden einwirken. Auch Chromsäure — 1% — und Osmiumsäure — 0,08% — haben oft gute Erfolge gegeben.

Aeusserste Dünnheit der Präparate und die Erhaltung der topographischen Verhältnisse der Elemente der Samenkanälchen sind das Wichtigste bei der Untersuchung.

Das Erstere erreicht man mit einer guten Einbettungsmethode. Nur die Methode von Bütschli[1]), d. i. die Einlegung der gehärteten Stücke zuerst in reines Chloroform und dann in eine Lösung von Paraffin-Chloroform gestattete mir, feine Schnitte zu erzielen, die häufig nur eine Zellenschichte enthielten.

Die topographischen Verhältnisse conservirte ich am besten, indem ich die einzelnen Schnitte auf dem Deckglas anklebte. Besonders erlaubte mir dies folgendes Verfahren:

Der Schnitt wird vom trocknen Messer des Mikrotoms direkt mit einer Platinnadel auf ein Deckglas gebracht, in dessen Centrum ein Tropfen Alkohol — 50% — befindlich ist. Auch wenn der trockne Schnitt etwas gefaltet ist, breitet er in Berührung mit Alkohol sich vollständig über die Deckglasoberfläche aus und haftet nach ½ oder 1 Stunde in Folge der Verflüchtigung des Alkohols dem Deckglas fest an. Bei meinen späteren Untersuchungen fand ich es vortheilhaft, um eine vollständige Verbindung zwischen der unteren Oberfläche des Schnittes und der oberen des Deckglases zu erreichen, letzteres mit dem Präparate 24 Stunden im Brütapparate bei 35°—37° C. zu halten, was, wie ich ausdrücklich hinzufüge, die histologische Structur des Gewebes nicht im mindesten verändert. Nachher wird, wie gewöhnlich, das Deckglas, um das Paraffin zu lösen, in Xylol oder Terpentinöl gebracht, dann in Alkohol, Färbungsflüssigkeit etc.

---

1) O. Bütschli (Heidelberg), Modification der Paraffineinbettung für mikroskopische Schnitte. Separatabdruck aus dem „Biologischen Centralblatt". 1. Jahrgang.

Zur Färbung eignet sich am besten das Safranin, das als gesättigte, alkoholische oder wässerige Lösung, in feuchter Kammer und bei einer Temperatur von 35° C. ½—1 Stunde eingewirkt hat, während das Deckglas auf der Flüssigkeitsoberfläche schwimmt. Mit dieser Substanz färben sich alle Elemente der Samenkanälchen, besonders aber die Spermatozoiden und die Kernkörperchen. Bei der Anwendung von Safranin muss man übrigens nicht lange mit Alkohol auswaschen und ebenso auch einen langen Aufenthalt in Nelkenöl vermeiden, welches wie der Alkohol sehr leicht die Farbe auszieht. Am besten ist es, die entwässerten Präparate in Terpentinöl aufzuhellen und dann in Canadabalsam einzuschliessen.

III. Beobachtungen.

Die Beobachtungen an den verschiedenen Säugethierhoden haben meist dieselben Resultate gegeben; ich will deshalb mit wenigen Ausnahmen bloss diejenigen Befunde ausführlich mittheilen, die ich beim Stier gehabt habe.

In Querschnitten von Samenkanälchen eines sechs oder acht Wochen alten Kalbes — Figur 1 — sieht man auf der Membrana propria am Rande nur eine ununterbrochene Reihe von Kernen (a) und in der Mitte eine reichliche, gelbliche Substanz (b), in welcher ohne bestimmte Ordnung noch andere spärliche Kerne eingebettet sind (c). Die peripheren Kerne sind rund, nahezu gleich gross, kreisförmig angeordnet und stehen in Berührung mit der Membran und mit einander. Das Protoplasma der Zellenleiber ist nicht deutlich abgrenzbar; es scheint in die erwähnte gelbliche Substanz (Zwischensubstanz) überzugehen. Die Kerne hingegen sind scharf abgegrenzt und gut tingirt. Es ist kein Kernkörperchen zu sehen, aber fast immer einige stärker gefärbte Punkte. Wesentliche Unterschiede zwischen den mehr peripherisch und den nach innen liegenden Zellen resp. Kernen konnte ich im Hoden junger Thiere nicht finden, nur kann man sagen, dass die letzteren etwas grösser sind als die ersteren.

Die oben erwähnte gelbliche Substanz (b) füllt alle Spalträume zwischen den Kernen aus und ist oft in so grosser Menge vorhanden, dass ein Kanälchenlumen nicht zu sehen ist. In gehärteten Präparaten nimmt dieselbe oft sonderbare Gestaltung an; meistens

scheint sie in radiärer Richtung gespalten. Was die Structur dieser Substanz betrifft, so sieht sie in gehärteten Präparaten entweder homogen oder feinkörnig aus. Ersterer Zustand scheint der normale, der andere ist wohl durch Zerfall der Kerne hervorgerufen. In einigen Präparaten fallen, nach längerem Auswaschen in Alkohol, die Kerne aus und es bleibt diese zähe Substanz allein übrig, die so eine grob verzweigte Form darbietet.

Zerzupft man ein solches frisches Hodenkanälchen in Augenflüssigkeit, so sieht man viele Klümpchen von dickflüssiger Masse und runde Zellen oft mit Fortsätzen und glänzenden Kernkörperchen.

Der Kanälcheninhalt — Fig. 2 — einer noch nicht geschlechtsreifen — ungefähr 3 Wochen alten — Ratte besteht aus verschiedenen runden Zellen in einer zähen Zwischensubstanz. In der peripheren Zellschicht, auf der Tunica propria liegend (a), sieht man gleichartige, runde Kerne, die in regelmässiger, radiärer Ordnung gruppirt sind. In der Mitte zeigen sie Kernkörperchen von verschiedener Grösse. Nach innen folgt auf diese Schicht noch eine andere (b), auch von runden, aber etwas grösseren und nicht regelmässig radiär angeordneten Elementen. Alle diese beschriebenen Zellen stehen in deutlicher Aufeinanderfolge und vermehren sich durch Theilung: man sieht nämlich in der mittleren Schicht viele Zellen mit karyokinetischen Figuren, ferner solche mit mehreren Kernen, welche eingeschnürt und mit zwei Kernkörperchen versehen sind.

Die Kerne der im Centrum des Kanälchens gelegenen runden Zellen werden zu grossen von der Zwischensubstanz begrenzten Körnchenhaufen (c). Nach dieser Metamorphose scheinen die Elemente im ruhenden Hoden zu Grunde zu gehen.

Ausserdem sind im Kanälcheninhalt der Ratte noch andere grosse, ganz hell contourirte, runde, kernlose und niemals gefärbte Elemente (d) vorhanden, die wir später noch häufiger bei der geschlechtsreifen Ratte finden werden und für Klümpchen von hyaliner Substanz halten müssen. Die Zwischensubstanz, auch bei der Ratte sehr reichlich, füllt häufig das Kanälchenlumen, nur erscheint sie mehr granulirt.

Im Hoden vom jungen, ungefähr 6 Monate alten Kater findet man dieselbe zähe Substanz mit vielen eingelagerten Kernen. — In Hoden von noch nicht geschlechtsreifen Thieren anderer Species ist ganz dasselbe zu sehen.

Der Kanälcheninhalt von noch nicht geschlechtsreifen Säugethieren besteht demnach aus runden Zellen und einer Zwischensubstanz. Ein wesentlicher Unterschied zwischen den runden Zellen scheint in dieser Periode nicht vorhanden zu sein. Die Zwischensubstanz entsteht wahrscheinlich durch Zerfall der Zellen und ist wohl eine Art von Eiweisssubstanz, welche durch Einwirkung härtender Agentien sehr zähe wird und ein eigenthümliches netzartiges Gefüge annimmt.

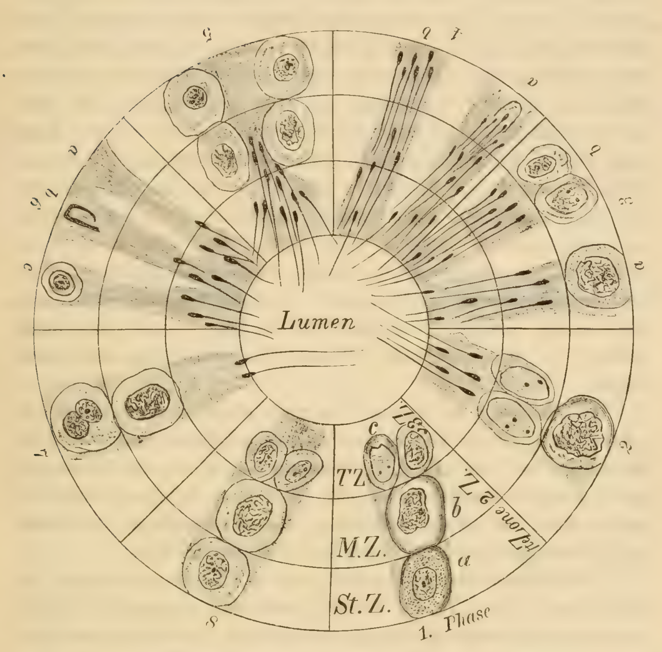
Das mikroskopische Bild des Samenkanälchens vom brünstigen Stier ist höchst mannigfaltig. Was mir zunächst auffiel, war das gleichzeitige Vorkommen fast aller Entwicklungsstufen von Samenfäden nicht nur in demselben Präparate, sondern auch in den einzelnen Kanälchenquerschnitten desselben Präparates, wie auch in den Elementen desselben Sectors eines Kanälchenquerschnittes.

Die Figur 3 zeigt z. B., dass dicht an der Kanälchenwand nebeneinander Elemente von ganz verschiedenen Charakteren liegen (a), denen zum Lumen hin andere, in concentrischen Reihen angeordnet, ebenfalls in verschiedenen Entwicklungsstadien befindlich (b), folgen. Zwischen allen sieht man dann, senkrecht auf der Kanälchenwand und bald mit, bald ohne peripherischen Kern die Spermatoblasten der Autoren mit Spermatozoiden (c).

Was ferner in die Augen springt, da wo die topographischen Verhältnisse gut erhalten sind, ist die säulenartige Anordnung der Zellen. Von der Peripherie nach dem Lumen sieht man, dass einem basalen Elemente auf derselben Linie ein zweites, drittes, viertes bis sechstes folgt, ferner, dass alle Säulen mehr oder weniger nach dem Lumen convergiren und dass mit unbedeutenden Unterschieden alle aus derselben Zahl von Gliedern bestehen.

Wenn wir nun die Stadien oder Phasen, welche die einzelnen Säulen durchlaufen, verfolgen, können wir uns von der Entstehung der Spermatozoiden aus den Elementen der Säulen sehr leicht überzeugen.

Man kann an den Präparaten 8 solcher Phasen unterscheiden, welche an dem nebenstehenden Schema mit den Ziffern 1—8 bezeichnet sind.



St.Z. (Stammzelle). M. Z. (Mutterzelle). T. Z. (Tochterzellen).

Erste Phase. Bei starker Vergrösserung stellt sich uns eine Säule von Elementen dar, wie in Fig. 4, und 4„ Taf. XXVI. In derselben sehen wir drei charakteristische Arten von Zellen, die von der Peripherie nach dem Centrum drei bestimmte Zonen, von mir erste, zweite, dritte Zone genannt, bilden. Ohne Ausnahme besteht die erste Zone aus nur einem Elemente (a), die zweite aus eins bis drei, meistens zwei Elementen (b), die dritte aus zwei bis acht, meistens vier Elementen (c).

Das Element der ersten Zone, das ich Stammzelle (St. Z.) nenne (a), liegt dicht an der Tunica propria des Kanälchens; ist rundlich und zeigt deutlich Zellmembran, Zellleib, Kern und Kernkörperchen. Die Zellmembran von diesem und den folgenden Elementen erscheint in Präparaten aus Flemming'scher Flüssigkeit wie eine ganz feine, schwarze, mitunter wellige Linie, die

häufig von der protoplasmatischen Zwischensubstanz sich nicht deutlich abgrenzt und manchmal, ebenso wie der äussere Theil des Zellprotoplasmas, etwas gestreift erscheinen kann. Man sieht solche Streifen besonders nach dem central gelegenen Pole des Elementes, wo es in Berührung mit dem ersten Elemente der zweiten Zone steht. Im übrigen Theil ist der Zellleib in der Regel ganz klar und zeigt nur ausnahmsweise spärliche, kleine, schwarze Körner. Der Kern, fast immer ganz rund und mit distincter Begrenzung, zeigt oft eine äussere, mit Safranin rosa gefärbte, und eine centrale intensiv rothe Zone. Die äussere Zone ist meist fein, die innere grob granulirt, die Grenze zwischen beiden manchmal maulbeerförmig gekerbt. Unter den gröberen Körnern der inneren Kern-Zone erscheint in der Regel eines sehr deutlich in der Mitte, welches vielleicht das Kernkörperchen repräsentirt.

Die Elemente der zweiten Zone, die ich Mutterzellen (M. Z.) nenne, sind einander ähnlich, etwas grösser als die der ersten Zone, aber mehr oval. Sie haben ebenfalls eine Grenzlinie, die indessen oft in die Zwischensubstanz übergeht. Der Kern ist gross und eckig und besteht aus einer Anhäufung von chromatischer Substanz, welche verschiedene Kerntheilungsfiguren zeigen kann.

Die Elemente der dritten Zone, die ich Tochterzellen (T. Z.) nenne, sind ein- — Fig. 4′ — oder zweireihig gruppirt — Fig. 4″. Sie haben pflasterförmige Gestalt und sind von einer feinen Grenzlinie umgeben. Der Zellleib ist ganz klar oder zeigt kleine protoplasmatische Häufchen. Der Kern ist rundlich und scharf begrenzt, In demselben sind zwischen unregelmässigen Anhäufungen von protoplasmatischer Masse oft 2—3 Kernkörperchen zu sehen, die fast rund und in Flemming'scher Flüssigkeit schwarz gefärbt erscheinen und oft auf der Kernmembran liegen.

Jede Säule steht genau senkrecht auf der Kanälchenwand und bildet ein Prisma mit der Spitze gegen das Lumen hin, eine Configuration, welche wohl durch die Raumverhältnisse innerhalb des Kanälchens bedingt ist.

Die verschiedenen Theile einer Säule stehen in directer Berührung mit einander, während die Säulen selbst seitlich durch etwas Zwischensubstanz von einander getrennt sind.

Alle Glieder je einer Säule entstehen aus der Stammzelle. Zu einer gewissen Periode sieht man, dass der Kern der Stamm-

zelle grösser und granulirt wird, sich einschnürt und in zwei Theile zerfällt. Es entsteht so die erste Mutterzelle, die weiterhin Tochterzellen gibt. Im Ganzen scheint eine Stammzelle etwa vier bis sechs Generationen produciren zu können, was ich aus dem Verhalten der Zellen in den Säulen schliessen möchte —, wonach sie dann selbst die gleichen Metamorphosen durchmacht wie die von ihr gelieferten Mutter- und Tochterzellen. Die neugebildeten Elemente werden, weil seitlich kein freier Raum ist, durch die Vis a Tergo, in einer Linie bis zum Centrum des Kanälchens vorgeschoben.

Die zweite Phase — Fig. 5 Taf. XXVI und Holzschnitt Phase 2 — charakterisirt sich durch die Umwandlung der Elemente der dritten Zone (Tochterzellen) in Spermatozoiden, während die Elemente der zweiten Zone (Mutterzellen) Tochterzellen geworden sind und das Element der ersten Zone (Stammzelle) die Merkmale einer Mutterzelle angenommen hat.

Im Einzelnen stellt sich dieser Vorgang folgendermassen dar: Der Kern der Tochterzellen (dritte Zone) begibt sich nach dem peripherischen Pole des Elementes, während dasselbe im Ganzen oval wird. Am Pole selbst sieht man eine nach der Kanälchenwand gerichtete Spitze. Dies ist die erste Erscheinung der Kopfes des Spermatozoiden. — Gleichzeitig ist der Kern wie das ganze Element noch schmäler geworden, während man die 2 oder 3 Kernkörperchen, die wir in dem Elemente vorher gefunden haben, nicht mehr sieht. Später perforirt die erwähnte Spitze die Kernmembran, der Kerninhalt nimmt das Aussehen eines Stäbchens mit einem abgerundeten peripheren (a) und einem scharf abgeschnittenen centralen Pole (b) an; der Zellleib sowie der achromatische Theil des Kerns wird frei und gibt eine durchsichtige oder feingranulirte Substanz ab, die manchmal rings um den metamorphosirten Kern in ovaler Form bestehen bleibt. In dieser Periode der Spermatozoiden-Entwicklung sieht man mit sehr starker Vergrösserung stets ein Bläschen (c) — die primitive Kernmembran —, welche an dem centralen Pole hängen bleibt, während sich in der Mitte eine ganz feine, kaum sichtbare Linie zeigt, die den Schwanz des Nemasperms vorstellt. Später werden die Contouren des Kopfes noch schärfer, der Schwanz perforirt, wie es scheint, das Bläschen, welches nachher mit dem unteren Ende des Kopfes das Mittelstück bildet.

In Folge dieser Beobachtungen kann ich mich denen anschliessen, welche der Meinung sind, dass alle 3 Theile des Spermatozoiden, d. i. Kopf, Mittelstück und Schwanz nur von dem Kern ihren Ursprung nehmen und zwar nur von dem chromatischen Theil desselben, während der achromatische Theil und der Zellleib die zähe, durchsichtige, oben erwähnte „Zwischensubstanz" gibt[1]. Diese Beobachtung bestätigt somit in vollem Umfange die von Kölliker über diesen Punkt ausgesprochene Meinung[2].

In diesem Stadium sind die Elemente der zweiten Zone, wie ich schon erwähnt habe, in Tochterzellen umgewandelt, worauf die karyokinetischen Erscheinungen, die wir schon im ersten Stadium gesehen haben, hindeuten. Die Zahl von Tochterzellen, die aus einer Mutterzelle entstehen können, ist sehr verschieden, aber gewöhnlich sind es nicht mehr als 6, die immer die Richtung der Säule einhalten; nicht selten sieht man auch die Tochterzelle noch in der Mutterzelle eingekapselt.

In der ersten Zone (s. Holzschnitt) beginnt die Stammzelle des vorhergehenden Stadiums, die schon die ganze Generation der Säule gegeben hat, sich umzuwandeln und nimmt den Charakter einer Mutterzelle an, was besonders deutlich an der intensiven Kernfärbung erkennbar ist.

Das wichtigste Unterscheidungszeichen der dritten Phase ist die beginnende Umwandlung der Elemente der zweiten und die fortgesetzte Umwandlung der Elemente der dritten Zone in Spermatozoiden — Fig. 6, und 6„. — Natürlich sind die jungen Samenfäden der dritten Zone dieser Phase zu derselben Zeit stets schon weiter in der Entwicklung, als die der zweiten Zone, die noch das beschriebene Bläschen zeigen können; aber alle neugebildeten Spermatozoiden sind umumgeben von der Substanz, welche durch den Zerfall der Zellen entstanden ist, der von mir sogenannten „Zwischensubstanz". Ferner ist zu bemerken, dass in der zweiten Zone oft die Spermatozoiden in Bündelform scheinbar aus der Mutterzelle hervorgehen,

---

1) Gewebelehre. V. Aufl. p. 527 ff.

2) Ich hoffe dies in einer späteren Arbeit am menschlichen Hoden genauer nachweisen zu können.

in dem Falle nämlich, wenn dieselbe, wie oben gesagt, die Tochterzellen noch in ihrem Innern birgt.

Das Element der ersten Zone kann dann in diesem Stadium die Charaktere der Mutterzelle beibehalten (Fig. 6′) oder zu Tochterzellen geworden sein (Fig. 6″), die dann, wenn das letztere der Fall ist, in direkter Berührung mit der Kanälchenwand stehen.

Das Merkmal der vierten Phase ist die Umwandlung aller Elemente der Säule in Spermatozoiden (Fig. 7, und 7„). Auch die letzten (peripheren) Glieder der Säule, das heisst die Repräsentanten der ersten Zone, machen die oben erwähnten Metamorphosen durch und wandeln sich schliesslich in Spermatozoiden um, so dass stufenweise an die Stelle der Zellensäule ein Spermatozoidenbündel tritt.

Bemerkenswerth in diesem Stadium ist Folgendes:

a) Am centralen Ende des Spermatozoidenbündels zwischen den Schwänzen desselben sind viele runde Klümpchen, welche selbst bei den stärksten Vergrösserungen strukturlos erscheinen und wohl die Reste der in Spermatozoiden umgewandelten Tochterzellen sind. Dieselben sammeln sich in Folge der Raumverhältnisse in dem Kanälchenlumen und werden später mit den Samenfäden ausgestossen.

b) Am peripheren Ende des Bündels sieht man entweder nur die mehr oder weniger dicke Zwischensubstanz, die zwischen den Spermatozoiden selbst bleibt (Fig. 7″), oder noch einen ovalen Körper (Fig. 7′ b). Auch hier kann man eine Struktur in diesem Elemente nicht erkennen. Es scheint kernlos, zerrissen und gestreift, besonders am oberen Pole: selten sind kleine spärliche Körnchen zu beobachten. Die Streifen rühren von Eindrücken her, welche die Spermatozoidenköpfe hinterlassen. Ich halte diesen Körper für einen Rest der Kernmembran der Mutterzelle; nach Umwandlung des Inhaltes dieser Zelle in Spermatozoiden bleibt dieser Rest übrig analog den anderen, die wir im Kanälchenlumen gesehen haben. Ob die leere Hülle längsoval mit dem Bündel zum Lumen heranrückt, oder platt an der Kanälchenwand liegen bleibt (was auch oft zu sehen ist), hängt wohl davon ab, in welcher Richtung der Druck der Nachbarelemente wirkt.

Die fünfte Phase ist charakterisirt durch das Vorrücken der Spermatozoiden nach den Kanälchenlumen (Fig. 8). Das Vorrücken ist ein passives und wird bewirkt durch

die Elemente der Nachbarsäulen, die zuerst die Spermatozoiden zu einem Bündel zusammen- und es dann in das Kanälchencentrum hineinpressen. Wir sehen also hier dieselben Kräfte wirken, welche Lott[1]) und Drasch[2]) für die Ausstossung des Cylinderepithels der Trachea resp. des Pflasterepithels herbeigezogen haben. In dieser Phase sieht man, wie die Epithelzelle von Sertoli oder die Stützzelle von Merkel und Henle oder der Spermatoblast von v. Ebner und Neumann entsteht. In Folge des Vorrückens des Bündels bleibt nämlich die erwähnte Zwischensubstanz hinter demselben zurück, füllt alle Zwischenräume zwischen den Nachbarsäulen bis zur Kanalwand hin aus und bildet mit dem an ihrem centralen Ende steckendem Samenfadenbündel zusammen den Spermatoblasten.

Wie aller Zellen-Detritus zeigt auch diese Zwischensubstanz nach der Einwirkung der härtenden Flüssigkeit keine eigene Structur; ihre Grenz-Contouren sind unbestimmt, mit vielen Winkeln und Unregelmässigkeiten je nach den Raumverhältnissen der nebenstehenden Elemente versehen; nur selten (Fig. 8) zeigt sie feine Streifen, herrührend von Eindrücken der Spermatozoidenköpfe (b).

In der sechsten Phase, noch vor der gänzlichen Ausstossung der Spermatozoiden, sieht man an der Basis des sogenannten Spermatoblasten ein neues Element mit den Charakteren einer Stammzelle erscheinen (Fig. 9‴).

Der Ursprung dieses Elements erklärt sich so: Wie wir in vorigem Stadium gesehen haben, findet man (um nur eine „Fläche“, nicht die „körperliche Dimension“ in Betracht zu ziehen) an beiden Seiten eines Spermatozoidenbündels oder des sogenannten Spermatoblasten je eine Säule der ersten Phase, deren Stammzelle (Fig. 8 St. St.), nachdem sie bislang sich in radiärer Richtung

---

1) Ueber den feineren Bau und die physiologische Regeneration der Epithelien, insbesondere der geschichteten Pflasterepithelien von Gustav Lott. Untersuchungen aus dem Institute für Physiologie und Histologie in Graz.

2) Die physiologische Regeneration des Flimmerepithels der Trachea von Dr. Otto Drasch. LXXX. Band der Sitzb. der K. Akad. der Wissensch. III. Abth. Oct.-Heft. Jahrg. 1873.

getheilt hat, nunmehr eine tangentiale Theilung vollzieht und so zwei neue basalliegende Stammzellen erzeugt [1]).

In Folge meiner Beobachtungen muss ich betonen, dass die Theilung der Zellen nicht immer in einer bestimmten Richtung erfolgt, sondern immer in derjenigen, in welcher zur Zeit der Theilung gerade Raum frei ist. So haben wir gesehen, dass eine Stammzelle Mutter- und Tochterzellen in der Richtung senkrecht zur Kanälchenwand giebt, weil zuerst dieser Raum central von der Stammzelle zu Gebote steht, während sie sich später seitlich theilt, weil in Folge der Spermatozoidenausstossung in der Nachbarschaft freier Raum entstanden ist. Vielleicht lässt sich auf Grund dieser Erscheinungen ein allgemeines Gesetz der Zelltheilung, was die Richtung derselben betrifft, aufbauen.

Die beiden letzten Phasen, die siebente und achte, charakterisiren sich durch die Reproduction der ursprünglichen Säule, d. h. der Elemente der zweiten Zone (Mutterzellen) und derjenigen der dritten Zone (Tochterzellen) (Fig. 10 u. 11 und Holzschnitt).

Vom ersten Stadium unterscheiden sie sich dadurch, dass man ausser den jungen Zellen noch die Spermatozoiden der vorigen Generation antrifft. Dieselben erkennt man daran, dass sie vollständig entwickelt und nicht mehr in Berührung mit der Spitze der Säule sind.

An einem Längsschnitte eines Samenkanälchens sieht man pflasterförmige Elemente mit Kernen von verschiedener Grösse, und Zwischenräume mit einer structurlosen Substanz ausgefüllt, welche offenbar mit der oben beschriebenen Zwischensubstanz identisch ist.

Um mich zu überzeugen, dass die Zwischensubstanz in den Samenkanälchen nichts anders als eine eiweissartige Ausfüllungsmasse nicht zelliger Natur sei, habe ich mich vor der Härtung bemüht, dieselbe zu lösen.

Zu diesem Zwecke habe ich ganz kleine frische Hodenstücke

---

1) Diesen Theilungsmodus, wie es nach seinen Abbildungen scheint, hatte Kölliker schon im Jahre 1856 gesehen.

vom Stier direkt in verschiedene Lösungen eingelegt, dann gehärtet und geschnitten. Am geeignetsten haben sich Salmiak- und Kochsalzlösungen erwiesen, die ich in verschiedenen Concentrationen (1—2—10%) und für verschiedene Zeitdauer (1—6 Stunden) angewandt habe.

Schon nach sehr kurzer Einwirkung der 10%igen Lösung[1]) war makroskopisch um das Gewebsstück eine grosse Menge dieser Substanz als weissflockige Wolke sichtbar. In solchen Präparaten war dann nach der gewöhnlichen Härtung nichts mehr an der Stelle der sogenannten Spermatoblasten zu sehen.

Auch in Hodenpräparaten desselben Thiers, welche vor der Härtung vorsichtig mit dem Gefriermikrotom geschnitten, wie auch in ganz frischen zerzupften Präparaten war keine Spur von den Ebner'schen Spermatoblasten anzutreffen.

Dieselben Bilder, die wir an den Hoden des brünstigen Stieres gesehen haben, wiederholen sich fast noch deutlicher wahrnehmbar in den Samenkanälchen der geschlechtsreifen Ratte. In feinsten, auf dem Deckglas angeklebten Schnitten ist nach gelungener Safranin-Tinction die topographische Lage aller Elemente einer Säule vollkommen erhalten. In einer Reihe (Fig. 12) sind ganz wie beim Stier die runden Samenzellen angeordnet: einer basalen Stammzelle folgt die Mutterzelle und dieser die Tochterzellen. Auch hier werden also die drei Zonen gebildet. Die Zellen sind pflasterförmig, berühren sich gegenseitig und zeigen untereinander die beschriebenen charakteristischen Unterschiede.

Von Abweichungen hebe ich hervor:

a) Bei der Ratte besteht die zweite Zone der Säule ebenso wie die erste constant aus einem Gliede (während wir beim Stier doch 2—3 gesehen haben): die dritte Zone besteht fast immer aus 5 Gliedern.

b) Vor dem Vorrücken des Bündels treffen wir die Spermatozoidenköpfe häufig ganz in Berührung mit der Kanälchenwand.

c) Die Spermatozoiden stammen oft, ohne dass vorher Tochterzellen auftreten, direkt aus den Zellen der ersten (Stammzelle) und der zweiten Zonen (Mutterzelle), dann ragen sie in einem Bündel alle aus einer Zelle hervor und stehen mit den Köpfen dicht zusammen (Fig. 13").

---

1) Ich habe die kleinen Stücke meist 1 Stunde in der Flüssigkeit gelassen.

d) Nach vollständiger Umwandlung der Elemente einer Säule in Spermatozoiden bleibt nicht wie beim Stier am unteren Ende des Bündels der Rest der Kernmembran der Stammzelle liegen, was vielleicht von der Zartheit der Kernmembran bei diesem Thiere abhängt (Fig. 12 u. 13').

Im Centrum des Kanälchenlumens zwischen den Spermatozoidenschwänzen sieht man denselben Zellrest (Zwischensubstanz) häufig mit kleinen Fetttröpfchen (Fig. 12 u. 13') erfüllt.

e) Die ersten Erscheinungen der freien Eiweisszwischensubstanz sehen wir, wenn eben die Ausstossung des Bündels begonnen hat (Fig. 13'). In derselben oder neben ihr treffen wir auch grosse runde Tropfen von hyaliner Substanz, ähnlich der schon in Hoden noch nicht geschlechtsreifer Ratten gefundenen (Fig. 2 und 13'). Was im übrigen die verschiedenen Stadien jeder Säule und den Ursprung der Spermatozoiden direkt aus dem Zellkern betrifft, so wiederholen sich hier die beim Stier beobachteten Vorgänge.

Bei den übrigen untersuchten Säugethieren, besonders beim Kater und Bock zeigt der Kanälcheninhalt denselben Bau. Auch hier trifft man nur eine Art von Samenzellen, angeordnet in Säulen, welche dieselben Phasen der drei Zonen durchmachen. Wie bei der Ratte, habe ich auch bei diesen Thieren den Rest der Kernmembran am peripheren Ende des Bündels nie getroffen.

Rana temporaria und Triton taeniatus.

Von beiden Batrachiern untersuchte ich Hoden während der Brunstzeit, d. i. im April, Mai und Juni nach Behandlung mit Flemming'scher Flüssigkeit und Safraninfärbung.

Auch hier finden wir nur eine Zellenart, deren Abkömmlinge anstatt in einer Säule in cystenähnlichen Haufen gesammelt sind.

Der Kanälchenquerschnitt (Fig. 14) einer Rana zeigt zwischen vielen Bündeln von vollständig entwickelten Spermatozoiden (a) an der Wand abwechselnd halbkuglige, verschieden grosse cystenartige Zellhaufen (b) und isolirte grosse Zellen (c). Die Haufen sitzen mit breiter Basis der Wand auf und enthalten, je nach der

Grösse, eine verschiedene Anzahl von runden Zellen. Die isolirt liegenden Zellen sitzen meist dicht an der Wand, von ihnen strahlt fächerförmig je ein Spermatozoidenbündel nach dem Centrum hin aus.

Mit starker Vergrösserung sehen wir in einem Segment desselben Kanälchens (Fig. 15) die Wand aus einem eigenthümlichen sehr dicken Bindegewebe bestehend (a, unten). Es zeigt isolirt liegende, grosse, ovale oder keulenförmige Kerne mit vielen Kernkörperchen. An einzelnen Stellen scheint es, als ob diese Kerne die Grenze der Membrana propria durchbohrten und in das Kanälchen hineinragten. In den fächerförmig angeordneten Spermatozoidenbündeln (b) finden wir ausser den Schwänzen eine zähe mit Safranin sich gelb färbende Substanz, die oft das ganze Lumen ausfüllt. Die an der peripheren Spitze des Bündels sitzende grosse, runde, rosa gefärbte Zelle (d) zeigt eine scharf contourirte Membran und nach innen von derselben eine breite, helle, den Kern umgebende protoplasmatische Schicht. Der Letztere enthält viele grosse Körner und ist oft in Theilung begriffen. Neben dieser Zelle sieht man eine andere ebenfalls mit a bezeichnete vielkernige, bedeutend grössere. Die Hauptveränderung, die dieselbe erkennen lässt, ist das Auftreten mehrerer Theilungen, durch welche viele andere Zellen aus ihr entstehen, die auch Kernkörperchen und abgesonderten protoplasmatischen Stoff besitzen. Wie man an zahlreichen Präparaten leicht verfolgen kann, giebt diese Zelle, die ich für eine Stammzelle halte, nach vielen wiederholten Theilungen den genannten cystenartigen Zellen-Haufen ihren Ursprung. Was die Entstehung dieser Stammzelle betrifft, so scheint es (vergl. die Abbildung), dass sie, sobald ein Haufen von Elementen in Spermatozoiden umgewandelt ist, von einem Nachbarhaufen herkommt. Möglich ist aber auch, obwohl ich es nie gesehen habe, dass nach der Umwandlung der Kerne in Spermatozoiden, eine Zelle sich nicht umwandelt, an die Wand des Kanälchens rückt und als Stammzelle für eine neue Generation übrig bleibt.

Die cystenartigen Haufen (f) haben, wovon man sich bei starker Vergrösserung überzeugen kann, keine eigene Membran und bestehen nur aus runden intensiv gefärbten Zellen (Tochterzellen), die sich später in Spermatozoiden umwandeln. Sonach ist, wenigstens für Rana, die Bezeichnung „Cysten“ nicht zutreffend.

Die Ausstossung der Spermatozoiden geschieht auch bei Rana

mittelst der Expansionskraft der benachbarten Tochterzellenhaufen; zu den Seiten eines Spermatozoidenbündels liegen ja Tochterzellen, die in Folge ihres eigenen Wachsthums die Spermatozoiden in das Centrum des Kanälchens vorschieben.

An Querschnitten von ganzen Hoden von Triton taeniatus (Fig. 16) fand ich die vier schon von Helmann[1]) beschriebenen Abtheilungen. Rechts aussen (a) sieht man kleinere kreisförmige Räume mit je 1—2—4 Zellen. Jede Zelle (Stammzelle), isolirt von den andern mittelst bindegewebiger Leisten, die besonders an der Stelle, wo sie der Wand entspringen, dreikantige Kerne besitzen, ist gross, rund, mit einem grob granulirten Kern versehen und fast immer in Theilung begriffen — Fig. 17 zeigt eine solche in Theilung begriffen bei starker Vergrösserung. Dieser folgt die zweite Abtheilung (b) mit Samenkanälchen ähnlichen, aber kein Lumen aufweisenden Gebilden, die von radiär verlaufenden kernhaltigen Septen durchzogen sind. Jeder isolirte Raum dieser zweiten Abtheilung enthält eine beträchtliche Anzahl von Tochterzellen, die durch Theilung der Stammzellen erzeugt sind. Die Tochterzellen sind auch rund, stehen in Berührung miteinander und haben grosse Kerne und Kernkörperchen. Fig. 18 zeigt ein Nest von sich theilenden Zellen dieser Art.

In der dritten Abtheilung (c) sind ebenfalls grosse Räume, aber hier hat grösstentheils schon die Zellproliferation aufgehört und die Umwandlung der Elemente in Spermatozoiden begonnen. Neben Räumen mit den nur theilweise in Spermatozoiden umgewandelten Tochterzellenhaufen sind andere, blos von Samenfädenknäueln erfüllt, vorhanden.

Etwas weiter nach links findet man nur leere Räume, etwas kleiner als die vorigen, welche keine Spermatozoiden mehr enthalten (d). Hier trifft man zwischen den bindegewebigen Kernen und Leisten runde Zellen, vielleicht übriggebliebene, nicht zu Spermatozoiden umgewandelte Zellen, die für die nächste Generation als Stammzellen dienen müssen.

Endlich werden die Räume nach der Peripherie hin noch kleiner und enthalten die oben erwähnten Stammzellen.

---

1) C. Helmann, Ueber die Entwickelung der Spermatozoen der Wirbelthiere. Dorpat 1879. S. 26—29.

Diese Anordnung lässt vermuthen, dass beim Triton taeniatus die Spermatozoideuerzeugung von einem Pole des Organs nach dem andern hin abläuft, und zwar nach erfolgter Metamorphose der Stammzellen in Mutter- und Tochterzellen innerhalb der beschriebenen bindegewebigen Leisten, resp. der davon umschlossenen Räume.

IV. Vergleichung mit den Beobachtungen anderer Forscher.

Während meine Beobachtungen sich zum weitaus grössten Theil mit den Befunden der früheren Autoren decken, gelange ich zu Schlüssen, welche von den ihren weit entfernt sind. In der That lassen sich jedoch die besseren Bilder der früheren Forscher sehr wohl mit den neu gewonnenen Erkenntnissen vereinigen. So werden alle Streitfragen erledigt, indem es sich zeigt, dass alle Autoren richtig gesehen und abgebildet, aber ihre Bilder nicht richtig gedeutet haben.

Sertoli hat constant die verästelte, manchmal mit basalem Kern versehene Masse gesehen, und, obwohl er selbst die Abwesenheit einer Grenzmembran hervorhebt und die unbestimmten, variabeln, nur selten sichtbaren centralen Endigungen beschreibt, so konnte er sehr wohl zu der Annahme eines neuen Elements gelangen, und dies um so mehr, als ihm an der Kanälchenwand zweierlei Arten von Kernen auffielen. Jetzt wird klar, dass der basale Kern des Sertoli'schen Elements nichts anders ist als der Kern einer Stammzelle, deren oben beschriebene Charaktere mit den von Sertoli dem Kern seines Elements zugeschriebenen Eigenschaften genau übereinstimmen.

Nun lösen sich auch die Controversen, betreffend die Charaktere und das Vorhandensein eines Kerns im Sertoli'schen Elemente: manchmal kann die Stammzelle schon die Charaktere einer Mutterzelle angenommen haben, ein andermal, wie wir gesehen haben, kann wirklich die protoplasmatische Masse (Zwischensubstanz) gar keine Kerne zeigen. Hier hat Neumann Recht, wenn er vor der Entstehung der Lappen gar keine Kerne am Fusse des Spermatoblasten gesehen hat.

Wieder Andere haben als Kern des Sertoli'schen Elements den Mutterzellen-Rest beschrieben, der nach der Umwandlung der Zelle in Samenfäden noch eine Zeit lang zusammengefallen an der Kanälchenwand liegen bleibt.

Was die verschiedenen Phasen der runden Zellen betrifft, so stimmen meine Beobachtungen mit den exacten Angaben Sertoli's überein. Nur ist folgender Unterschied hervorzuheben: Meine Stammzelle entspricht nicht der Keimzelle von Sertoli, sondern dem, was er für den Kern seines Elementes ansieht. Die Sertoli'schen Keimzellen gehören, wie Afanassiew[1]) richtig beobachtet hat, nicht dem Inhalt des Samenkanälchens an, sondern der Kanälchenwand. Die Sertoli'schen Samenzellen sind meine Mutterzellen und seine Nematoblasten meine Tochterzellen.

Die Merkel'schen Ansichten über die Stützzellen finden dieselbe Erklärung wie die Sertoli'schen Elemente. Wie schon Mihalkovics andeutet, sind diese Gebilde nicht lebende Zellen, sondern Umwandlungsproducte von Zellen.

v. Ebner, der zu einer gewissen Zeit die Anlagen der Samenfäden am centralen Ende der Zwischensubstanz und ein andermal dieselben in Bündeln um letztere angeordnet gesehen hat, musste natürlich die Samenfäden nicht von den runden Zellen, sondern von seinen Spermatoblasten herleiten. Indem er es unterlassen hat, an Isolirpräparaten sich von der wahren Bedeutung der runden Zellen für die Spermatogenese zu überzeugen, indem ihm weiterhin entgangen ist, dass die in seinen Spermatoblastenlappen auftretenden Kopfanlagen der Spermatozoiden schon vollständig entwickelte Samenfäden sind, kam er zu jener irrthümlichen Vorstellung, welche so viel Schwierigkeiten in den von uns behandelten Gegenstand hineingetragen hat. Immerhin aber bleibt den Arbeiten Sertoli's und v. Ebner's das unbestreitbare Verdienst, ein neues morphologisches Element innerhalb der Samenkanälchen nachgewiesen und damit zu gründlicheren weiteren Studien die Anregung gegeben zu haben.

Die v. Ebner'sche erste Anlage der Samenfädenköpfe in den Spermatoblastenlappen entspricht meiner sechsten Phase, d. i. der Samenfädenausstossung. Die kernartigen Gebilde, die er in diesen Lappen unterscheidet, sind die Reste der runden Zellen nach Umwandlung der Kerne in Samenfäden. Ueberzeugt von dem central gelegenen Ursprung der Samenfäden nimmt v. Ebner seine Zuflucht

1) R. Afanassiew, Untersuchungen über die sternförmigen Zellen der Hodenkanälchen und anderer Drüsen. Archiv f. mikrosk. Anatomie Bd. XV H. II. S. 200. Taf. XI.

zu der Hypothese, dass dieselben vom Centrum nach der Peripherie des Kanälchens wandern, ein so unnatürlicher Weg, dass es schwer hält, eine treibende Kraft für denselben ausfindig zu machen.

Neumann liess sich durch v. Ebner's verführerische Theorie und das nicht minder verführerische mikroskopische Bild verleiten, obwohl er zugeben muss, dass zu der Zeit, wo Spermatozoiden in dem Lappen auftreten, Spermatoblasten gar nicht zu sehen sind. Aber da er die Entstehung von Samenfäden aus den runden Zellen doch gesehen hat, so betrachtet er letztere nicht mit v. Ebner als Leukocyten, sondern als abgetrennte Lappen des Spermatoblasten, die sich noch in Spermatozoiden umwandeln können.

Ihm schliesst sich W. Krause an, der ebenfalls von abgelösten Spermatoblastenlappen resp. abgebrochenen Spermatoblastenköpfen spricht.

Die Blumberg'sche Vorstellung, d. i. die Entstehung von Samenfäden einmal aus den runden Zellen und aus den Spermatoblasten erklärt sich leicht. Blumberg hatte wirklich die Entstehung aus den runden Zellen gesehen, ebenso wie die Vereinigung der Samenfäden mit dem centralen Ende der Zwischensubstanz und deutet diese Vereinigung unter dem Einfluss der herrschenden Theorie als einen zweiten Ursprung.

Auch La Valette's Beobachtungen lassen sich mit meinen Befunden in Uebereinstimmung bringen: seine Spermatogonien sind meine Stammzellen, seine Samenzellen meine Mutterzellen, seine Zellen in der Spermatogemme enthalten meine Tochterzellen.

Wichtig sind die Beobachtungen von Mihalkovics, Rivolta[1]), Helmann, Müller und anderen, die von reichlicher, freier, besonders während der Samenfädenentwicklung zunehmender Eiweisssubstanz sprechen. Dieser Substanz schreibt v. Mihalkovics die Epithelialzellen von Sertoli, die Stützzellen von Merkel und das Keimnetz von Ebner zu, während er die Spermatoblasten bestehen lässt und im Grossen und Ganzen sich der v. Ebner'schen Theorie anschliesst.

Merkel hat das Verdienst, zu einer Zeit, wo sich die meisten Autoren der v. Ebner'schen Lehre zuwandten, unentwegt an der

1) S. Rivolta, Sopra gli elementi morfologici contenuti nei canalicoli seminiferi del Testicolo degli animali domestici. Giornale di Anatomia, Fisiologia e Patologia degli animali. Pisa 1872. p. 74.

Entstehung der Spermatozoen aus den runden Zellen des Hodenkanälchen festgehalten zu haben; so lange aber die Spermatoblasten nicht richtig erklärt waren, mussten sich immer Schwierigkeiten ergeben, wie wir sie u. a. in den Darstellungen von W. Krause, Renson, der im Wesentlichen Merkel folgt, und neuerdings Swaen und Masquelin finden.

Mit den von verschiedenen Seiten angenommenen zweierlei Arten von Zellen im Hoden (auch abgesehen von den Spermatoblasten) vermag ich mich nicht einverstanden zu erklären. Es sind ausser den samenbildenden Zellen noch sogenannte Follikelzellen, Sternzellen, Stützzellen u. A. beschrieben worden, von deren Existenz ich mich nicht überzeugen konnte. Sämmtliche Zellen, welche ich in den Samenkanälchen finde, sind Abkömmlinge einer Art und betheiligen sich alle an der Samenfadenbildung.

V. Schlusssätze.

1) In den Samenkanälchen aller genannten Thiere, sowohl von noch nicht geschlechtsreifen Individuen, als auch von solchen, welche sich in der Periode der Reife befinden, trifft man nur **eine** Art von Zellen (Samenzellen oder runde Zellen).

2) Die Epithelialzellen von Sertoli, die Stützzellen von Merkel und Henle, die Spermatoblasten von Ebner sind Umwandlungsproducte und entstehen, sobald die runden Zellen die Samenfäden erzeugt haben, aus den Protoplasmaresten dieser Zellen.

3) Alle Samenzellen stammen von Stammzellen ab und liegen in einer halbflüssigen Eiweisssubstanz.

4) Im thätigen Hoden giebt jede Stammzelle eine Generation von Zellen, die in **einer Linie säulenartig** angeordnet sind.

5) In jeder Säule unterscheidet man 3 Zonen, von der Peripherie nach dem Centrum des Kanälchens 1., 2. und 3. Zone genannt.

Die 1. Zone enthält nur eine Zelle (Stammzelle), die 2. eine Reihe von 2—3 Zellen (Mutterzellen), die 3. eine andere Reihe von 4—6 Zellen (Tochterzellen).

6) Sobald die Zellgeneration einer Säule abgeschlossen ist, beginnt vom Centrum nach der Peripherie die Umwandlung der Zellen in Samenfäden.

7) Die drei Theile jedes Samenfadens entstehen nur aus dem Kern, der mit der vorderen Hälfte den Kopf und mit der hinteren Mittelstück und Schwanz liefert.

8) Die Spermatozoiden während und nach ihrer Bildung bewegen sich nicht nach der Kanälchenwand, sondern bleiben da, wo sie formirt sind, liegen.

9) In Folge der vollständigen Umwandlung aller Zellen einer Säule in Samenfäden, tritt an die Stelle jeder Zellensäule ein Samenfädenbündel.

10) Die Ausstossung der Samenfäden geschieht mittelst der Expansionskraft der Zellen der benachbarten Säulen.

11) Bei der Entstehung der Samenfäden aus den Kernen bleiben Bestandtheile der letzteren und das Protoplasma der Samenbildungszellen übrig. Diese „Reste“ wandeln sich in die erwähnte halbflüssige Eiweisssubstanz „Zwischensubstanz“ um.

12) Die Samenfäden stecken natürlich mit ihren Köpfen in dieser Zwischensubstanz; ein solches Bündel Samenfäden mit der zugehörigen Zwischensubstanz, wie es aus einer Zellensäule hervorging, und wie es zwischen den heranwachsenden Nachbar-Zellensäulen eingepresst liegt, ist ein v. Ebner'scher Spermatoblast.

13) An Stelle einer jeden Zellensäule tritt nach ihrer Umwandlung in Spermatozoidenbündel und Zwischensubstanz, und ihrer Ausstossung folgend, eine neue Generation, hervorgehend aus einer Stammzelle einer Nachbarsäule.

14) Die Kerntheilung der Stammzelle vollzieht sich nicht immer in einer bestimmten Richtung, sondern in derjenigen, wo gerade Raum frei ist[1]).

Berlin, 30. Juli 1885.

1) Mit Rücksicht auf eine inzwischen erschienene vorläufige Mittheilung von Grünhagen (Centralblatt f. d. med. Wissensch. 1885. Nr. 28, 11. Juli), welcher unter Anwendung der Flemming'schen Lösung bezüglich der Auffassung der Spermatoblasten zu demselben Resultate gelangt, wie Dr. Biondi, bemerke ich, dass Letzterer mir die hier veröffentlichten Resultate, was die Säugethiere anlangt, bereits Ende Februar d. J. vorlegte und durch Präparate bewies. Ich verhinderte ihn, schon damals zur Publication zu schreiten, weil ich wünschte, namentlich mit Rücksicht auf die Arbeiten von Swaen und Masquelin, dass auch noch ein anderer Thierkreis, und speciell die Batrachier, in die Untersuchung einbezogen werden möchten. Dr. Biondi ist zu seinen Resultaten auch völlig unabhängig von mir gekommen; ich habe im Gegentheil die Spermatoblasten als besondere Zellenform der Hodenkanälchen ihm gegenüber lange vertheidigt, obgleich ich ihnen schon seit Renson's Untersuchungen, s. d. Arch., nicht mehr die denselben von v. Ebner zugewiesene wichtige Rolle hatte belassen können. Waldeyer.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXVI und XXVII.

Fig. 1. Samenkanälchenquerschnitt vom Kalb. *a*, *c* Kerne. *b* Eiweisszwischensubstanz. Vergr. 150.

Fig. 2. Samenkanälchenquerschnitt einer noch nicht geschlechtsreifen Ratte; *a*, *b* runde Zellen. *c* Körnchenhaufen. *d* hyalines Klümpchen. Vergr. 150.

Fig. 3. Samenkanälchenquerschnitt eines Stiers. *a*, *b* verschiedene Samenzellen. *c* sogenannte Spermatoblasten mit Spermatozoen. Vergr. 350.

Fig. 4. Samenzellensäule. Erste Phase. Homog. Imm. Vergr. 1000. Zeiss'sche Camera lucida.

4'. Nr. 1 erste Zone. Nr. 2 zweite Zone. Nr. 3 dritte Zone. *a* Stammzelle. *b* Mutterzelle. *c*, *c*, *c* Tochterzellen.

4''. Nr. 1 erste Zone. Nr. 2 zweite Zone. Nr. 3 dritte Zone. *a* Stammzelle. *b*, *b* Mutterzellen. *c*, *c* Tochterzellen.

Fig. 5. Samenzellsäule. Zweite Phase. Homog. Im. Vergr. 1000. Zeiss'sche Camera lucida.

Nr. 1. Erste Zone. (Mutterzelle). Nr. 2. Zweite Zone (Tochterzellen).

Nr. 3. Dritte Zone (Samenfäden). *a* abgerundete periphere Pole *b* scharf abgeschnittene centrale Pole. *c* Bläschen (die primitive Kernmembran) mit dem Schwanz in der Mitte.

Fig. 6. Dritte Phase. Dieselbe Vergrösserung. Die Zellen der zweiten und dritten Zone sind in Samenfäden umgewandelt, während die Zelle der ersten Zone die Charaktere einer Mutterzelle beibehält (6') oder sich in Tochterzellen (6'') umwandelt.

Fig. 7, und 7,,. Vierte Phase. Dieselbe Vergrösserung. Alle Zellen einer Säule sind in Samenfäden umgewandelt. *a*, *a* runde, structurlose Klümpchen. *b* Rest der Kernmembran der Mutterzelle.

Fig. 8. Fünfte Phase. Dieselbe Vergrösserung. Vorrücken der Spermatozoiden durch die Elemente der Nachbarsäule. *a* Rest der Kernmembran. *b* Kopf eines Spermatozoen. S Z Stammzelle. W Z Mutterzelle. T Z Tochterzelle.

Fig. 9. Sechste Phase. Dieselbe Vergrösserung. Vor der gänzlichen Ausstossung des Bündels sieht man an der Basis eine Stammzelle erscheinen (9''' a). 9,, mit dem Reste der Kernmembran der früheren Stammzelle, 9, ohne solchen Rest.

Fig. 10. Siebente Phase. Dieselbe Vergrösserung. Reproduction der ursprünglichen Säule. 1 Stammzelle (erste Zone) in Theilung begriffen. 2 Mutterzelle (zweite Zone) auch in Theilung.

Fig. 11. Achte Phase. Dieselbe Vergrösserung. Reproduction der ursprünglichen Säule. 1 Stammzelle (erste Zone). 2 Mutterzelle (zweite Zone). 3 Tochterzellen (dritte Zone).

Fig. 12. Ratte. Vergr. 800. Samenfädenbündel und Zellensäulen.

Fig. 13'. Dasselbe mit 1000 Vergrösserung.

Fig. 13''. Spermatozoidenbündel, direkt von einer Mutterzelle stammend.

Fig. 14. Kanälchenquerschnitt einer Rana. Vergr. 200. *a* Samenfädenbündel. *b* cystenartige Zellenhaufen. *c* isolirte grosse Zellen.

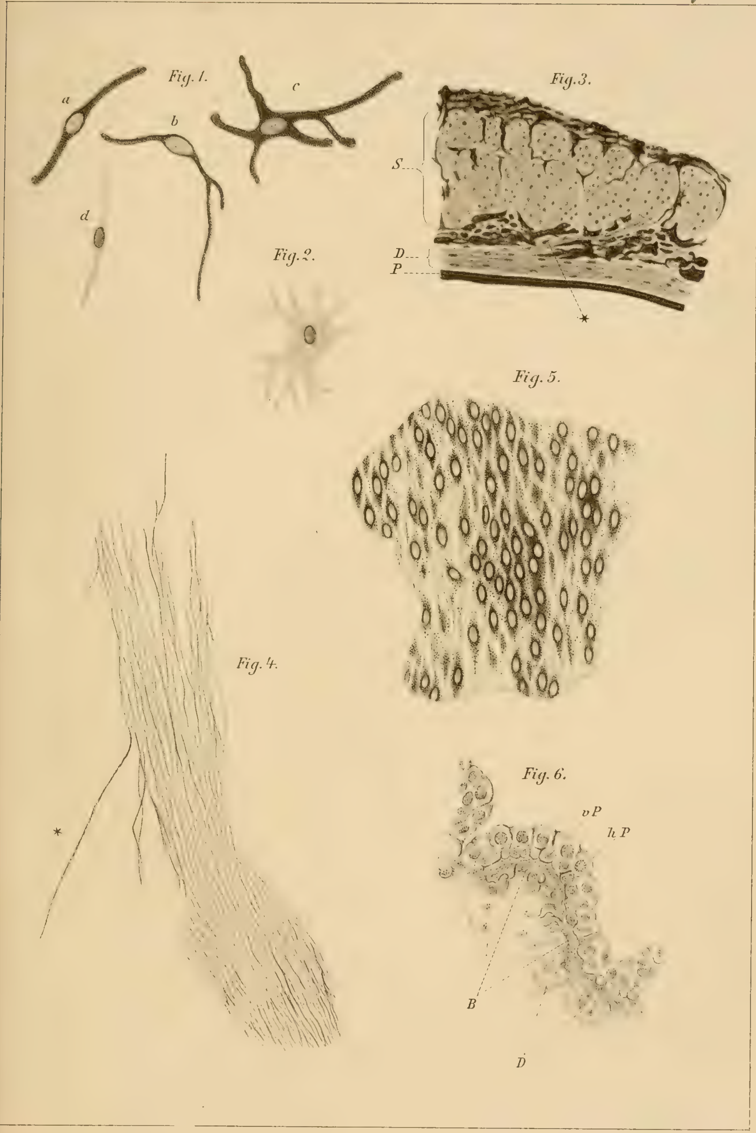
Fig. 15. Dasselbe mit 1000 Vergrösserung. *a* (unten) Bindegewebe. *b* Samenfädenbündel, *d* Stammzelle, *a* (oben) Stammzelle in Theilung begriffen. *f* cystenartige Haufen.

Fig. 16. Querschnitt vom ganzen Hoden von Triton taeniatus. *a* (erste Abtheilung) kleinere kreisförmige Räume mit je 1—2—4 Zellen. *b* (zweite Abtheilung) Samenkanälchen ähnliche, aber kein Lumen aufweisende Gebilde. c (dritte Abtheilung) grosse Räume mit Samenfäden. *d* (vierte Zone) kleinere Räume mit übergebliebenen Stammzellen.

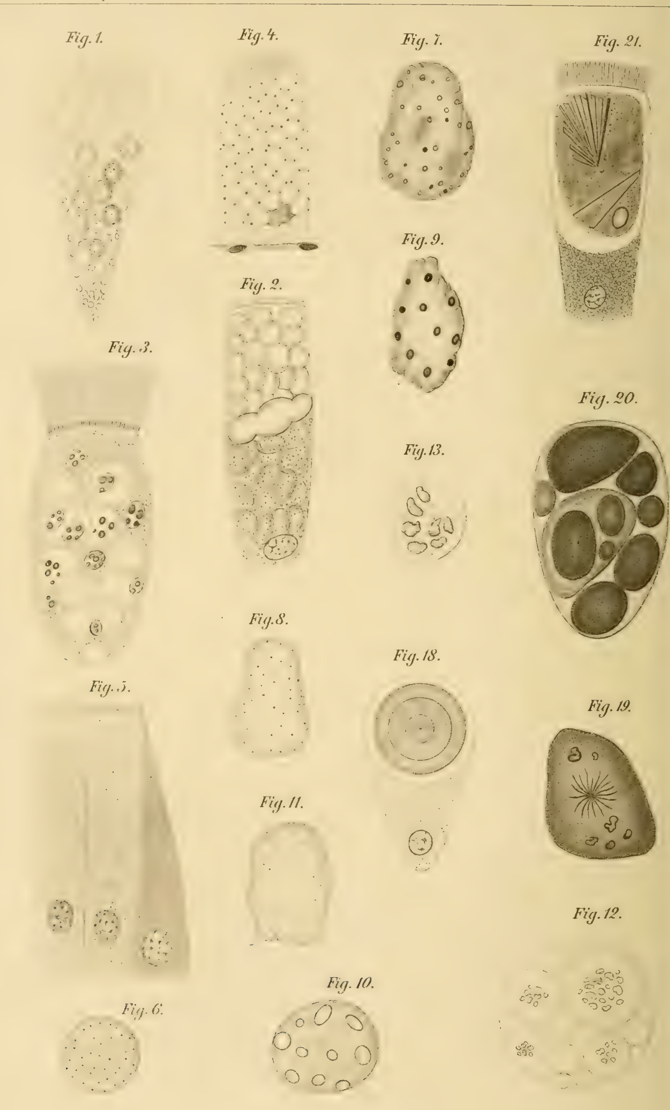
Fig. 17. Stammzelle von Triton in Theilung begriffen. 1000 Vergr.

Fig. 18. Ein Nest von sich theilenden Zellen bei Triton. 800 Vergr.

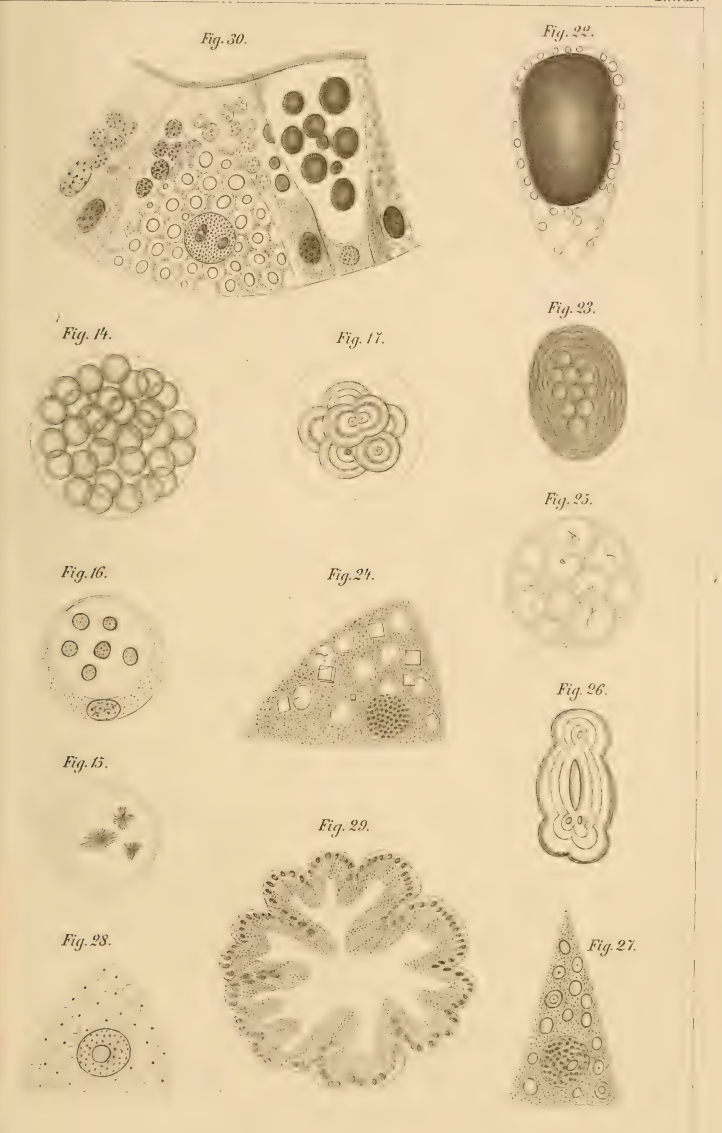
Universitäts-Buchdruckerei von Carl Georgi in Bonn.



Lith. Anst. v. J. G. Bach, Leipzig



Joh. Frenzel del.



Lith. Anst v. J.G. Bach, Leipzig.

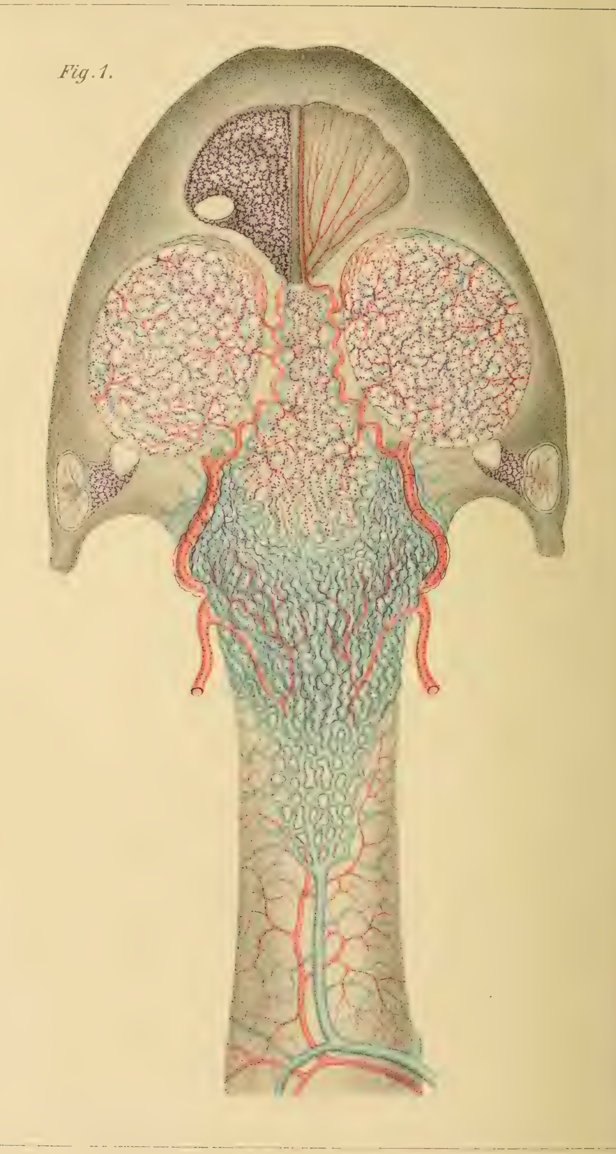

Fig. 1.

Fig. 2.

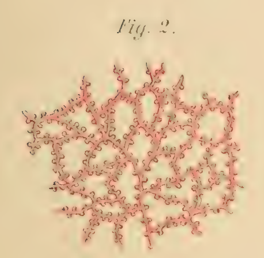


Fig 3.

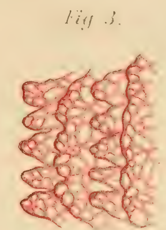
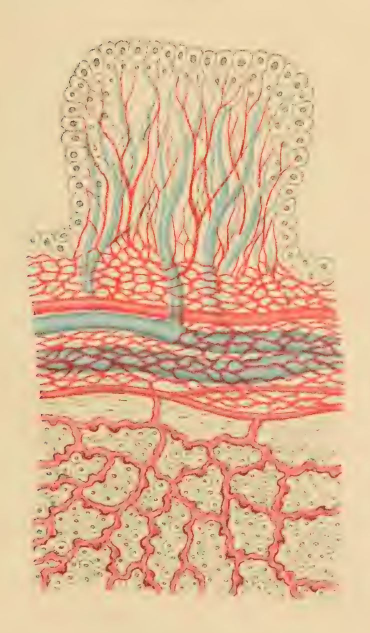




Fig. 4.



Lith.



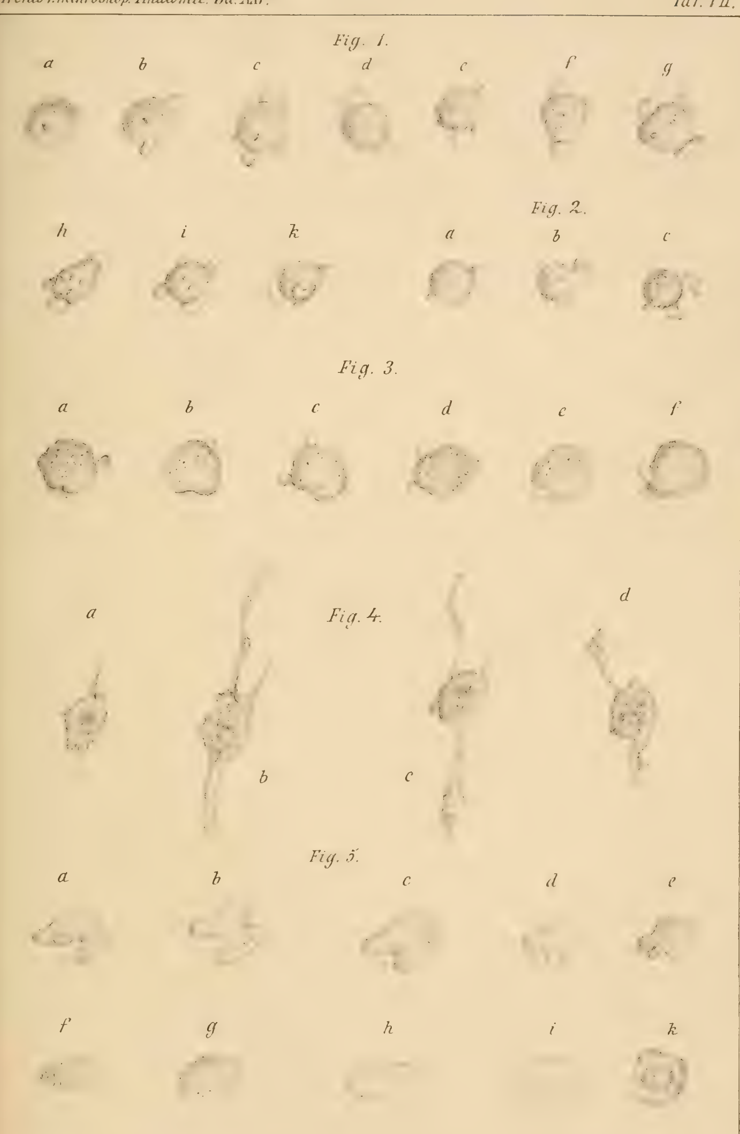
Lith. Anst. v. J. G. Bach, Leipzig



Lith. Anst. v. J. G. Bach, Leipzig



Lith. Anst. v. J. G. Bach, Leipzig.



Lith. Anst. v. J. G. Bach, Leipzig.

Fig. 1.

Fig. 2.

Fig. 3.

Fig. 4.

Fig. 5.

Fig. 6.

Fig. 7.

Fig. 8.

Fig. 9.

Fig. 10.

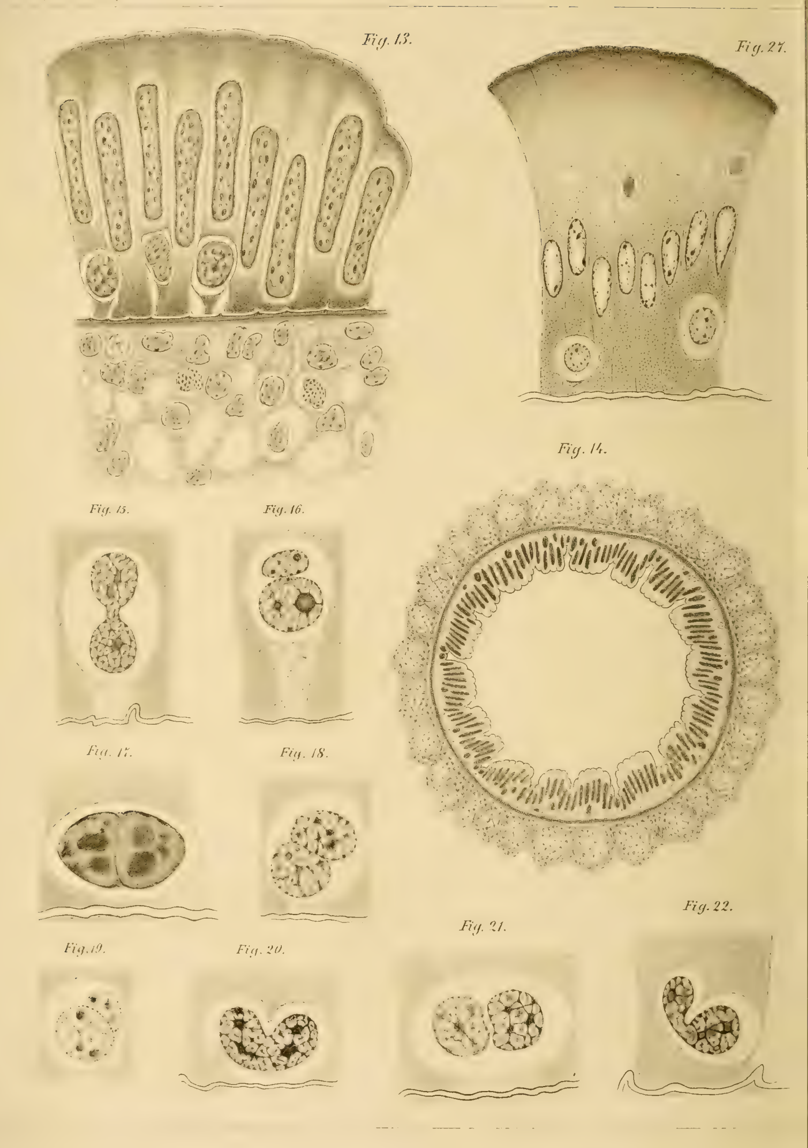
Fig. 11.

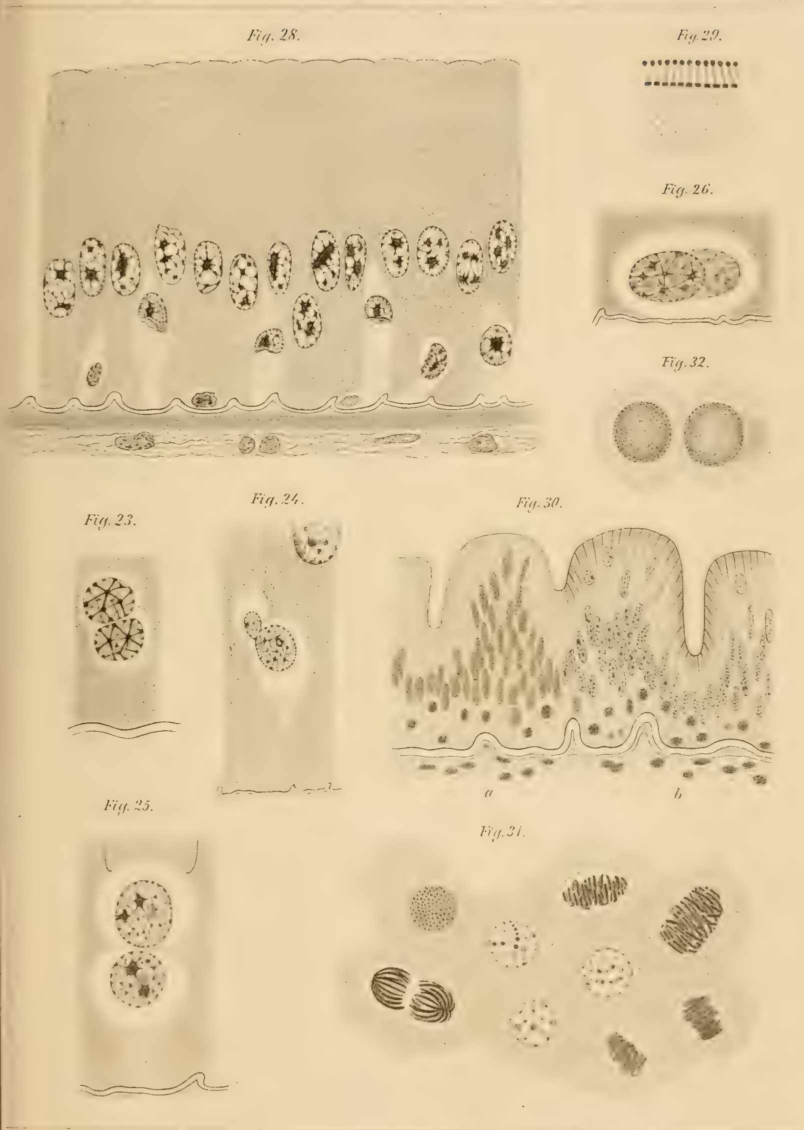
Fig. 12.

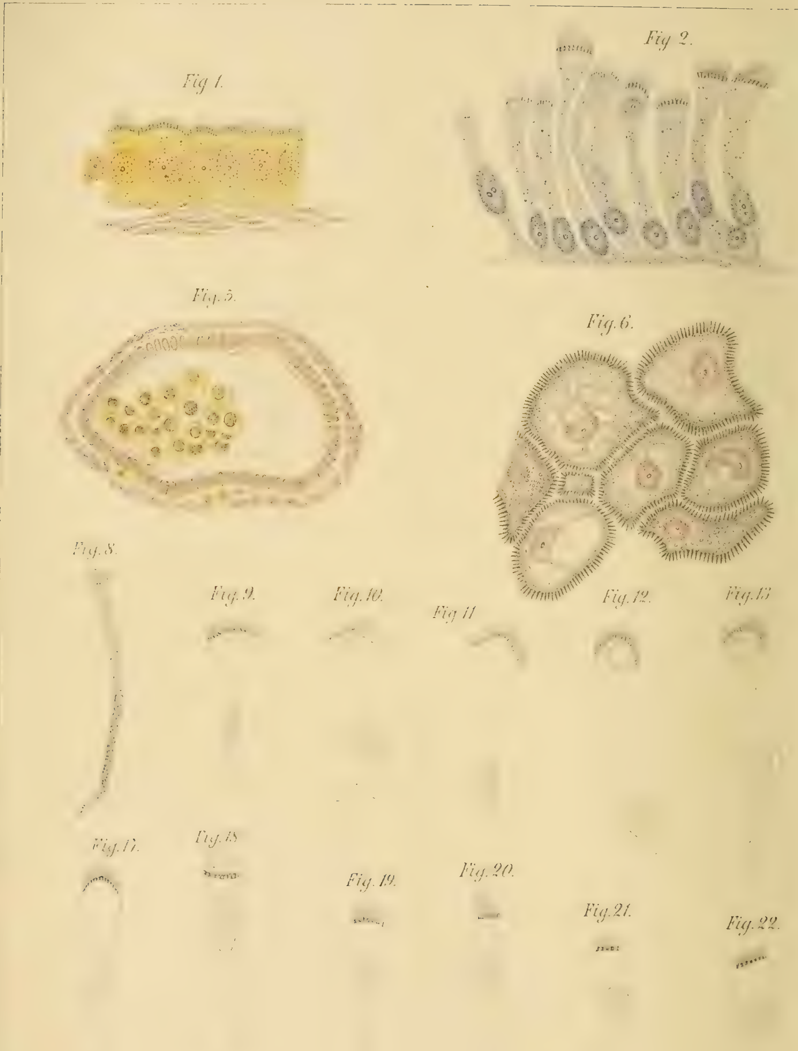
a

b

c

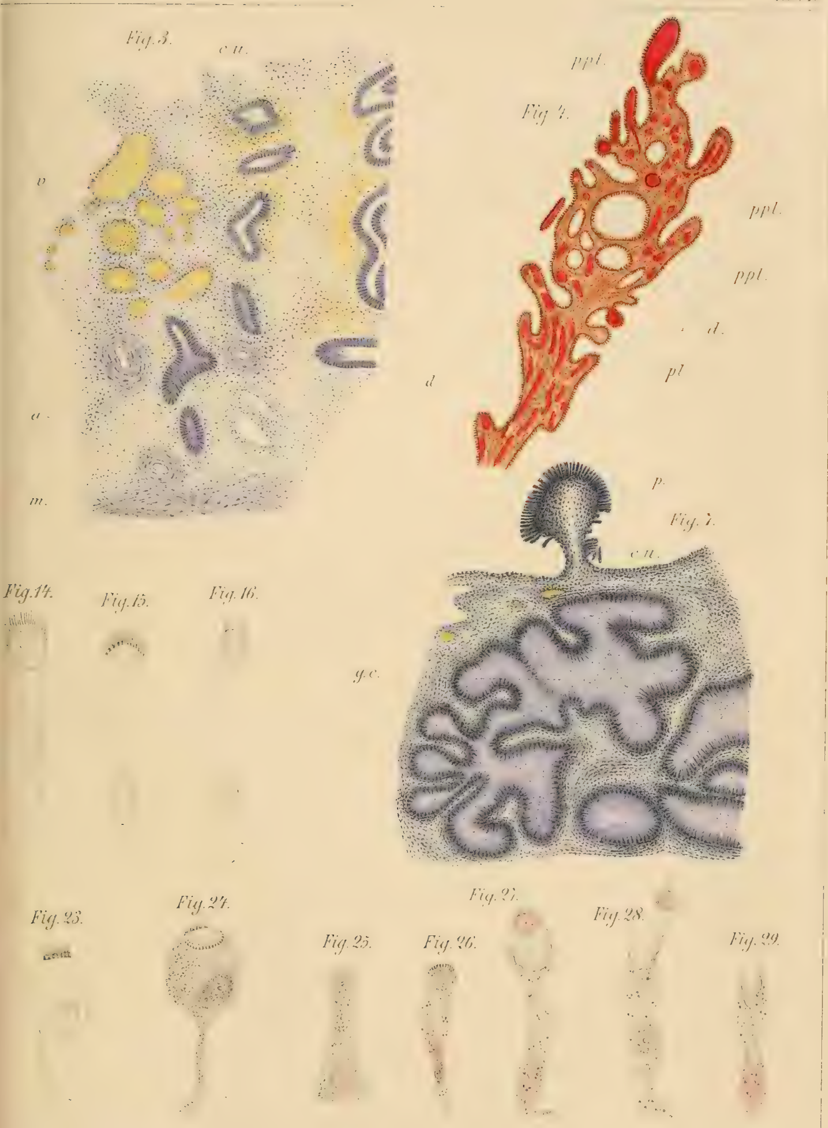

Fig. 13.
Fig. 27.
Fig. 14.
Fig. 15.
Fig. 16.
Fig. 17.
Fig. 18.
Fig. 19.
Fig. 20.
Fig. 21.
Fig. 22.


Fig. 28.
Fig. 29.
Fig. 26.
Fig. 32.
Fig. 23.
Fig. 24.
Fig. 30.
a
b
Fig. 25.
Fig. 31.



gez. Overlach, cand. med.

Taf. X



Lith. Anst. v. J. G. Bach, Leipzig

Fig. 30. Fig. 34. Fig. 35. Fig. 36. Fig. 37. Fig. 38.

p E. Pl.

Fig. 39. Fig. 40. Fig. 43 Fig. 42. Fig. 48.

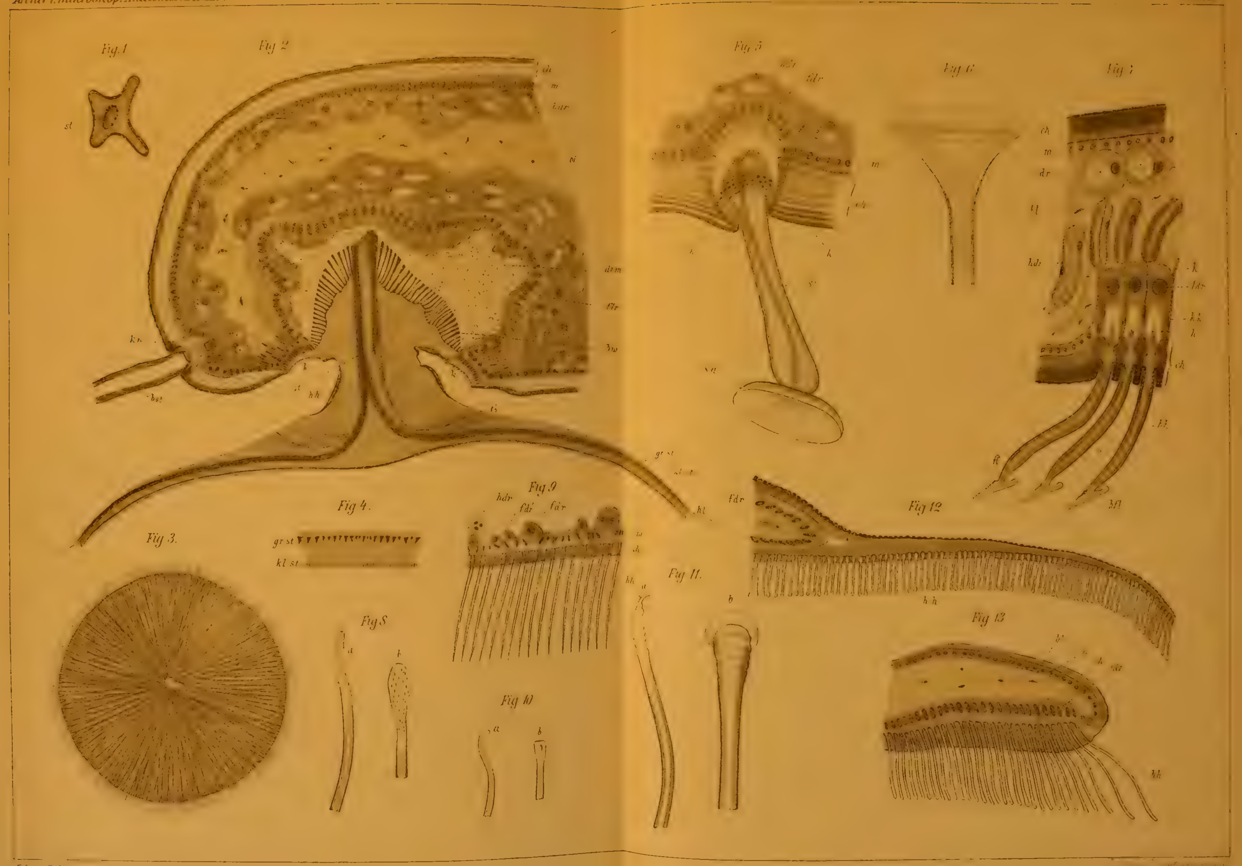
m

Fig. 31. Fig. 41. Fig. 44.

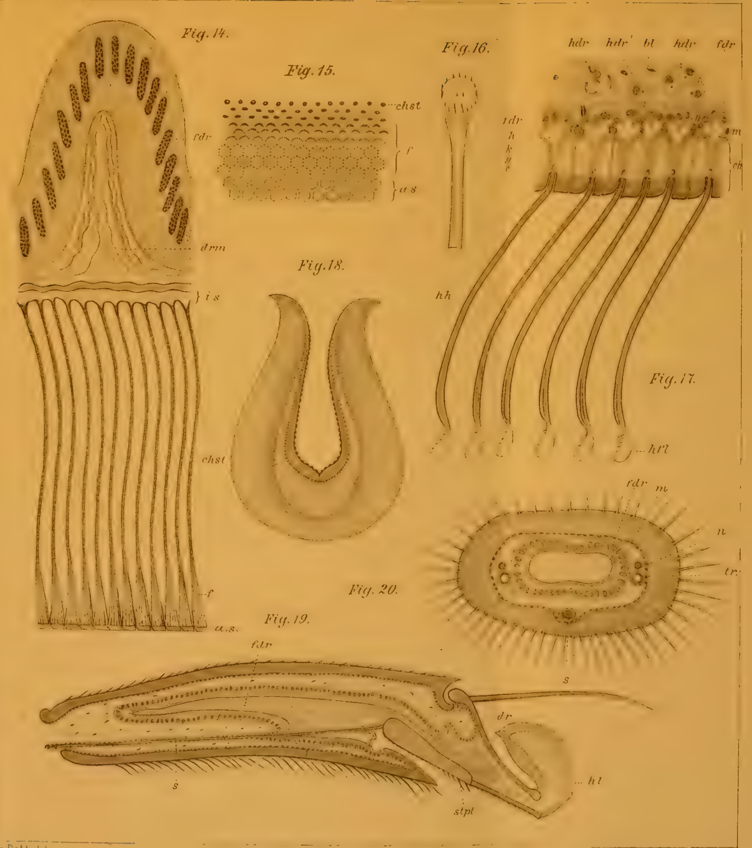
m Gl. c. Fig. 47.

Fig. 45. Gl. n. Fig. 46. Fig. 49. a

Fig. 32. Fig. 33. a



Friedr. Dahl del.

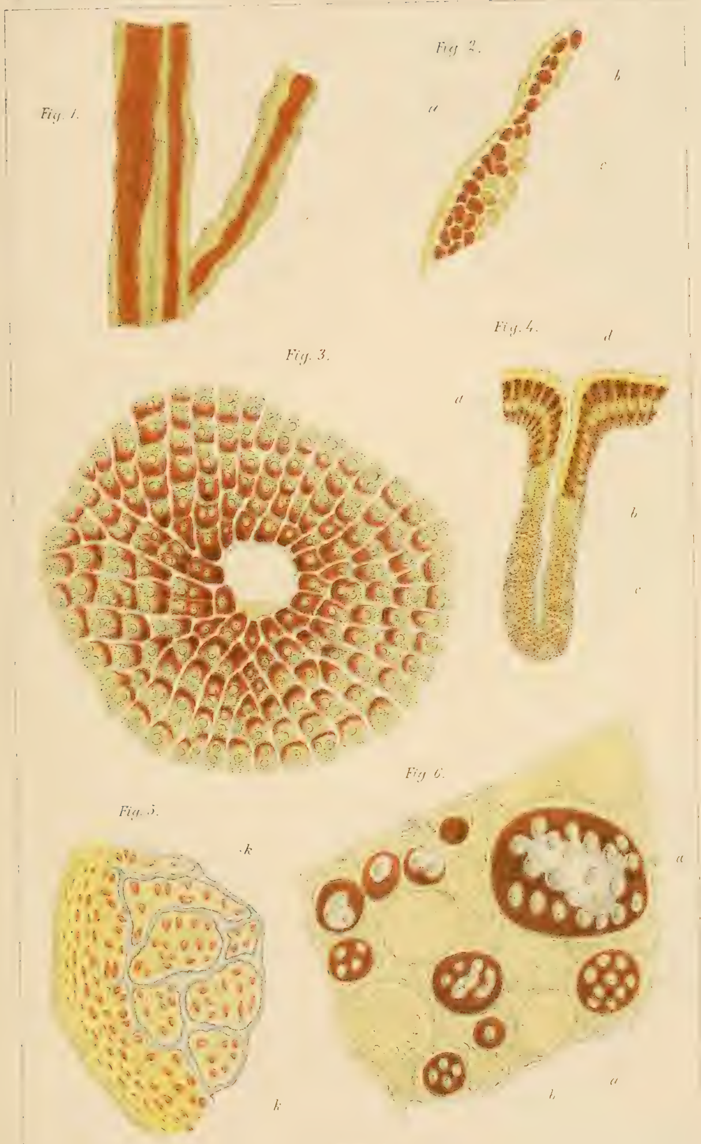


Fr. Dahl, del.
Lith. Anst. v. J. G. Bach, Leipzig

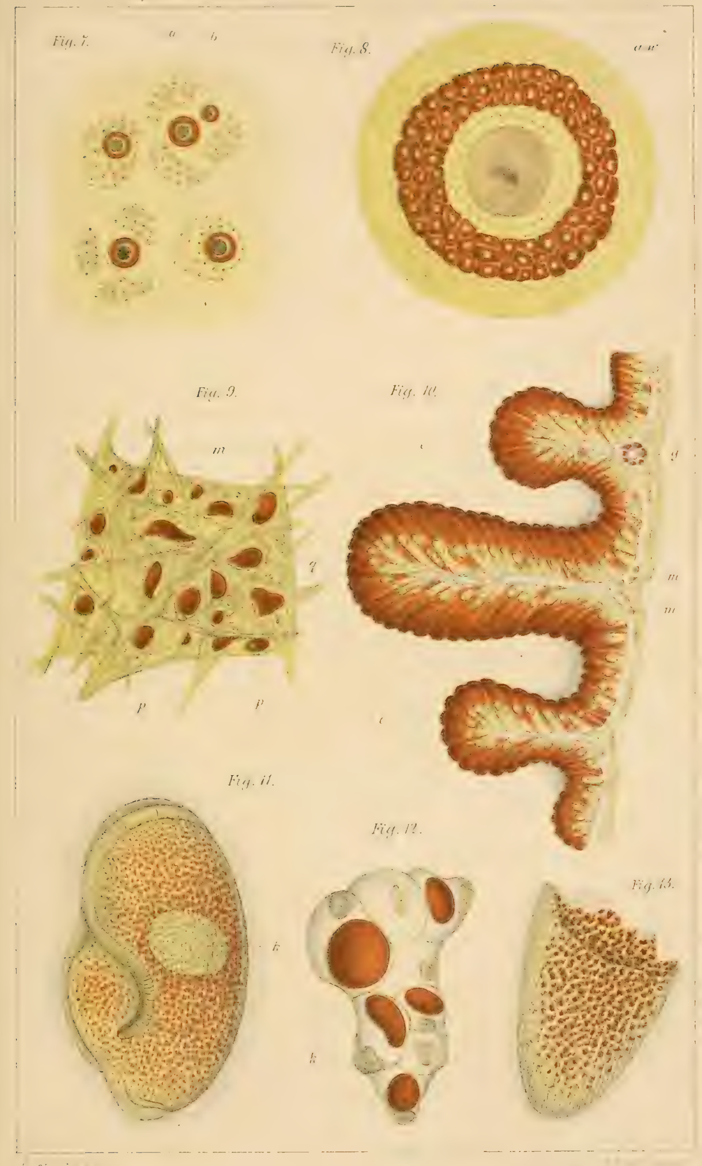


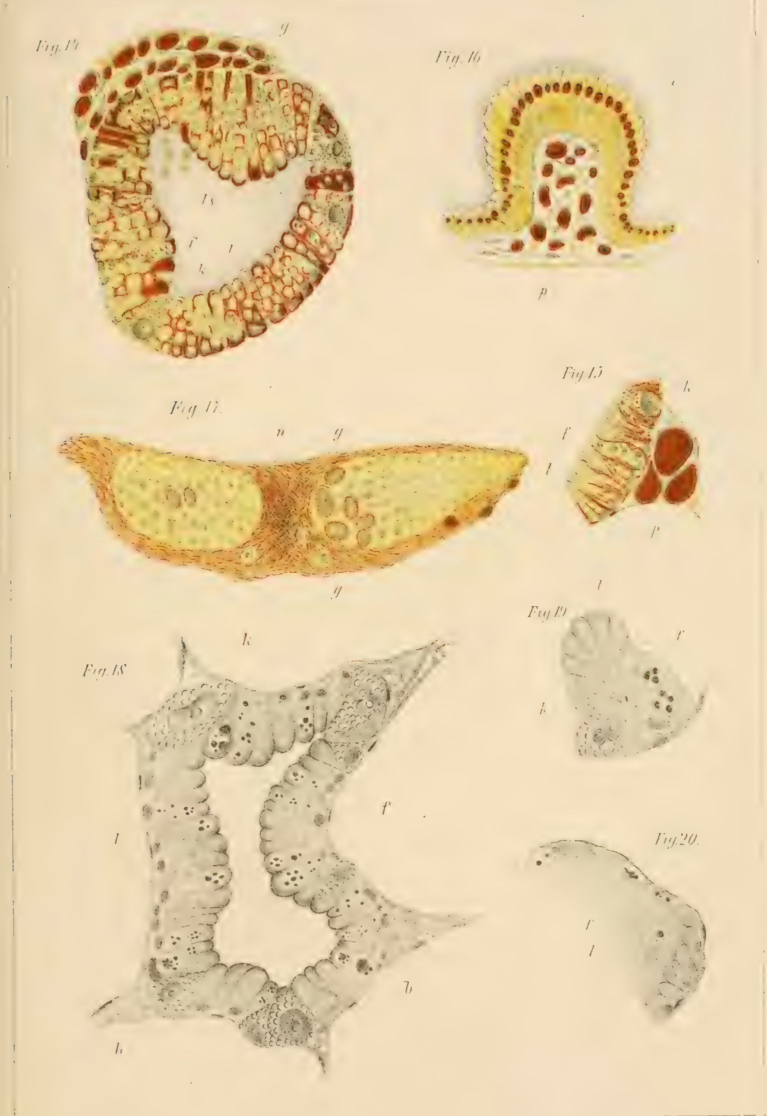
J. H. List del.

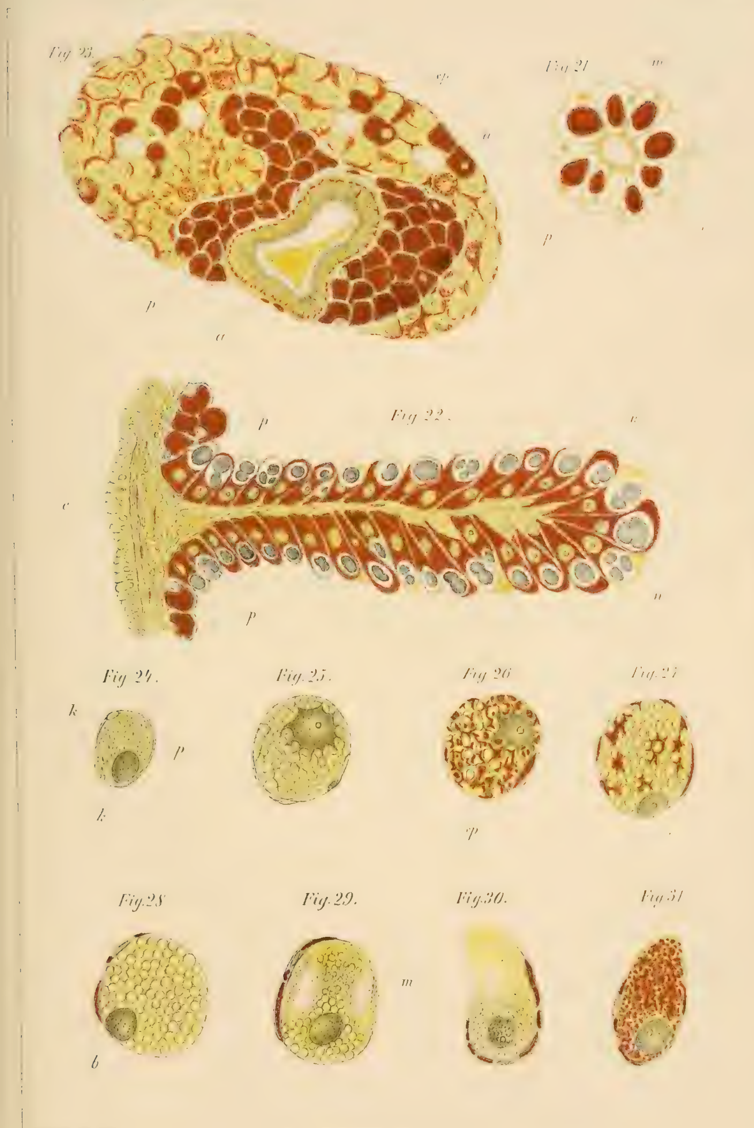
Lith. Anst. v. J. G. Bach, Leipzig.



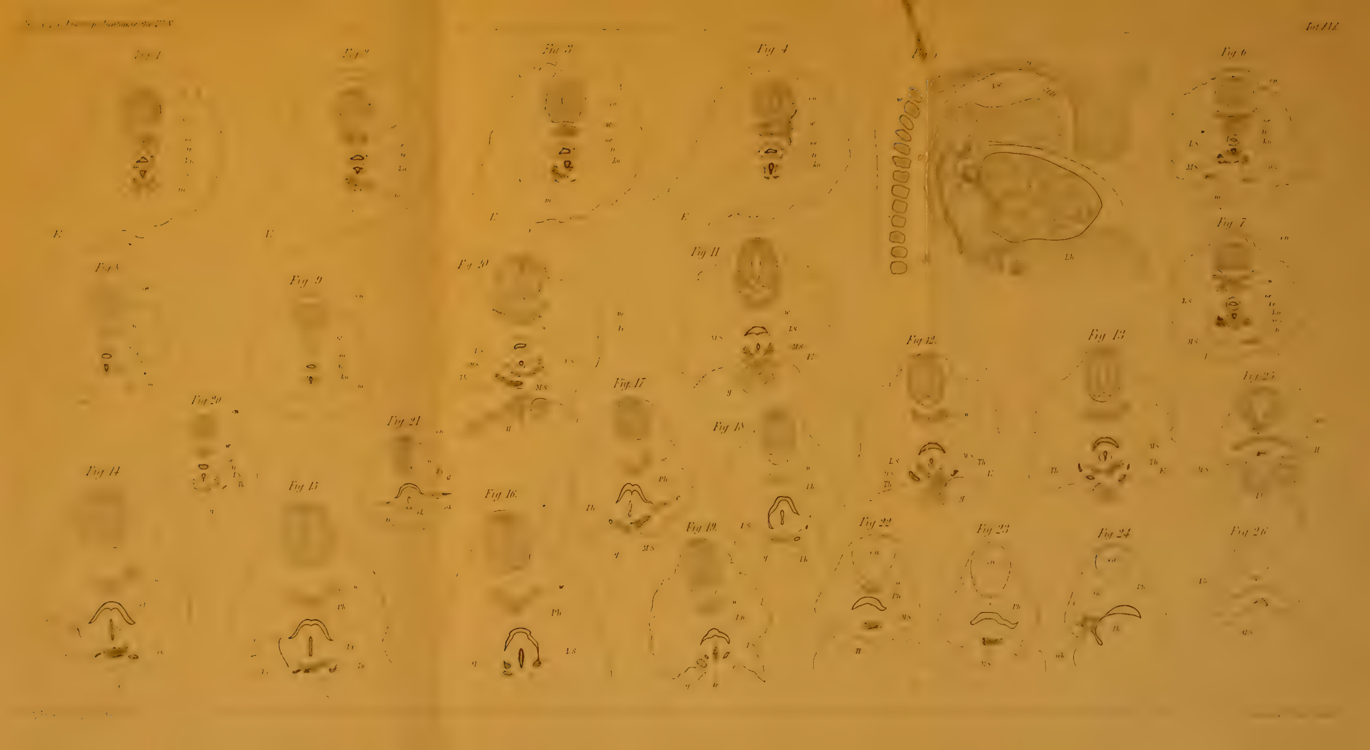
Barfurth gez. Lith. Anst. v. J. G. Bach, Leipzig.


Fig. 7.
a
b
Fig. 8.
Fig. 9.
m
q
p
p
Fig. 10.
g
m
m
Fig. 11.
k
Fig. 12.
k
Fig. 13.

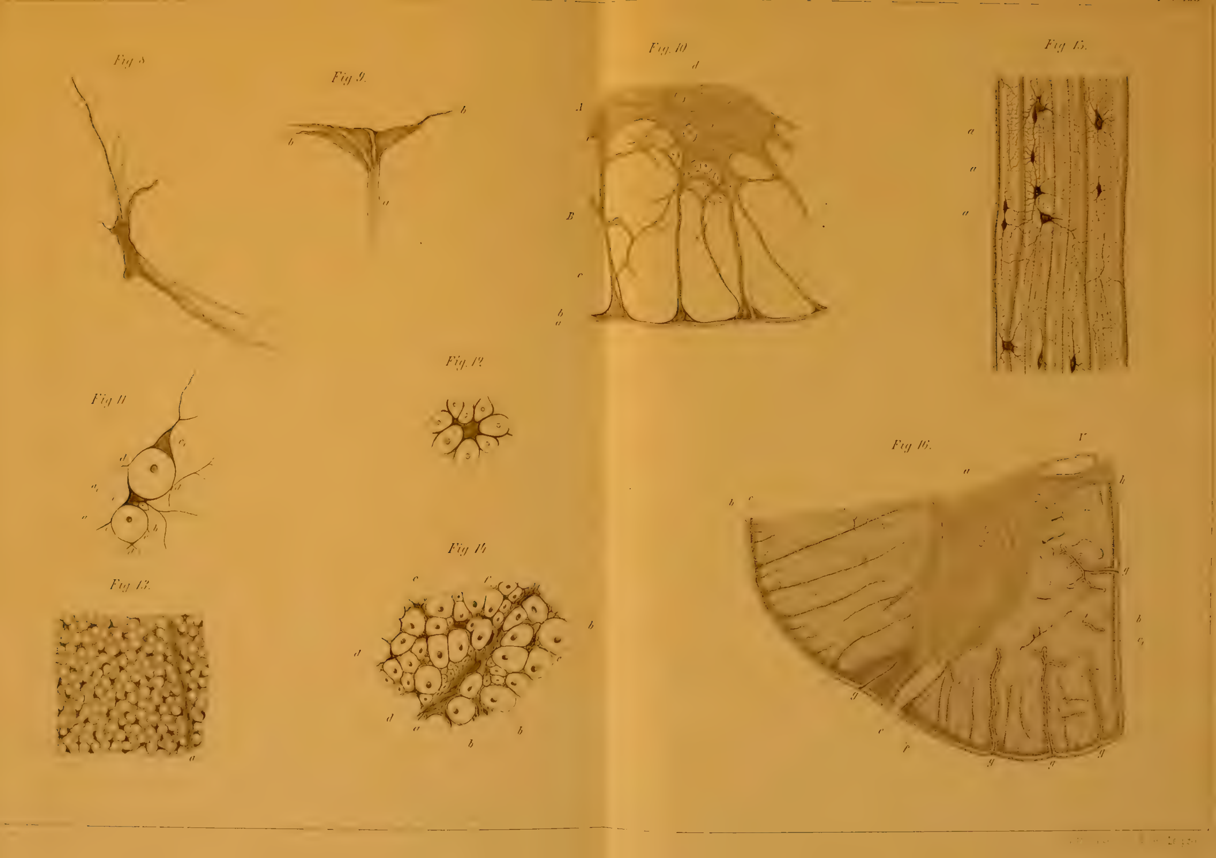

Fig. 14
g
ls
f
l
k
Fig. 16
p
Fig. 15
k
f
l
p
Fig. 17.
n
g
g
Fig. 19
f
k
Fig. 18
k
f
l
b
b
Fig. 20.
f
l

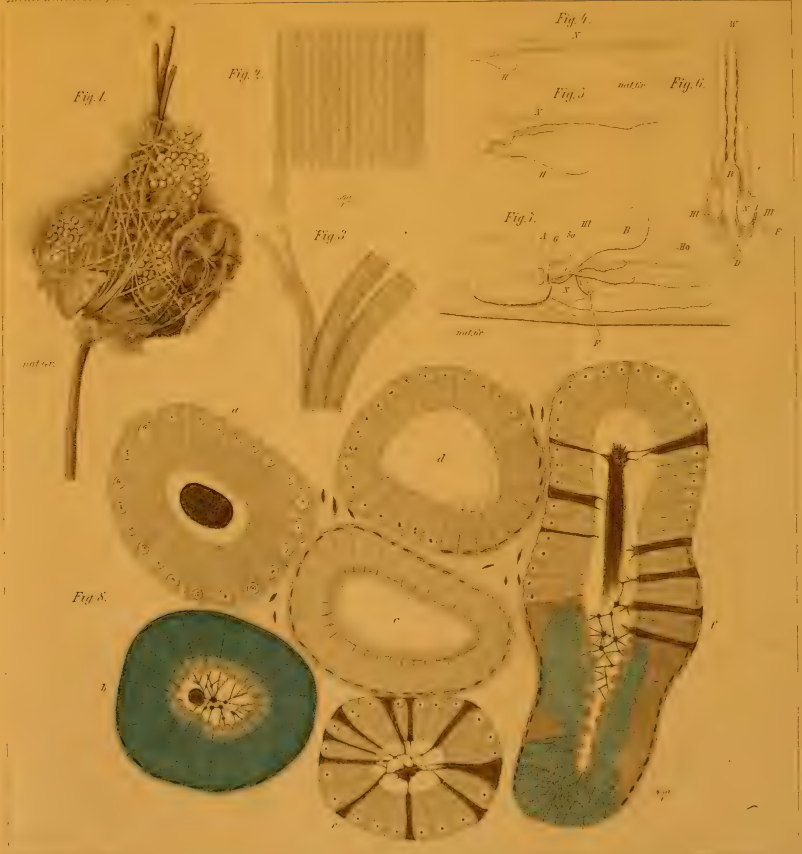


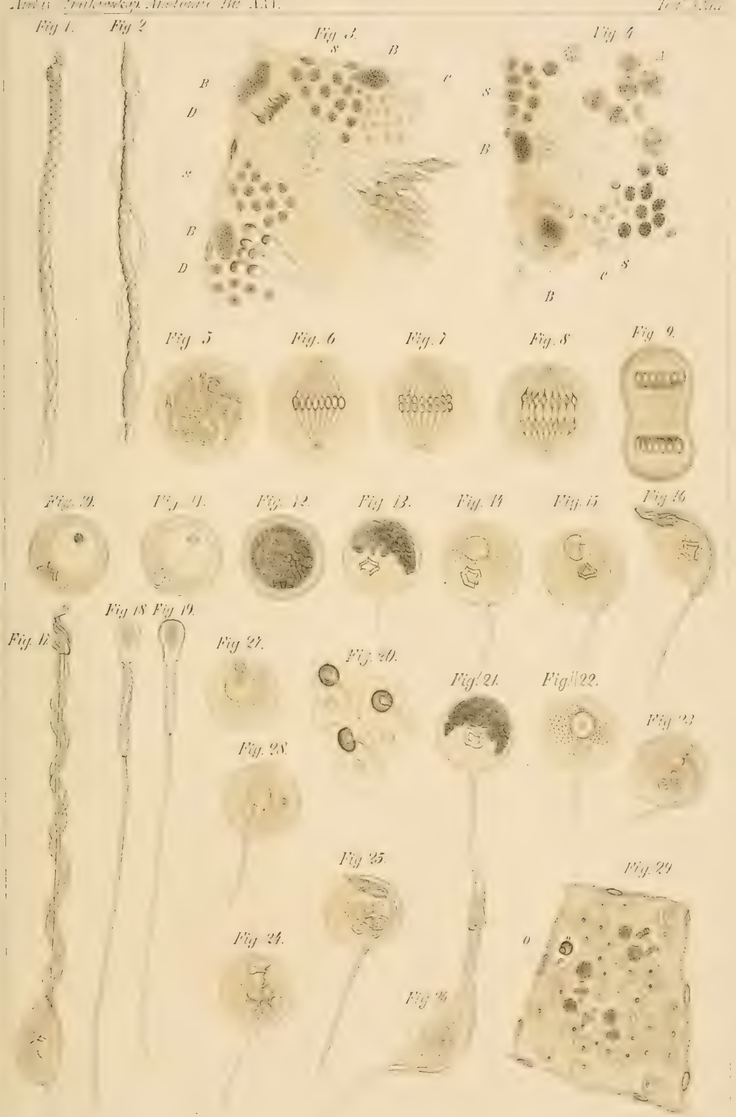
lith. Anst. v. J. G. Bach, Leipzig


Taf. XIV.
Fig. 1
Fig. 2
Fig. 3
Fig. 4
Fig. 6
Fig. 7
Fig. 9
Fig. 10
Fig. 11
Fig. 12.
Fig. 13
Fig. 14
Fig. 15
Fig. 16.
Fig. 17
Fig. 18
Fig. 19.
Fig. 20
Fig. 21
Fig. 22
Fig. 23
Fig. 24
Fig. 26




Fig. 8.
Fig. 9.
Fig. 10.
Fig. 15.
Fig. 11.
Fig. 12.
Fig. 13.
Fig. 14.
Fig. 16.


Fig. 1.
nat. Gr.
Fig. 2.
Fig. 3
Fig. 4.
Fig. 5
nat. Gr.
Fig. 6.
Fig. 7.
nat. Gr.
Fig. 8.



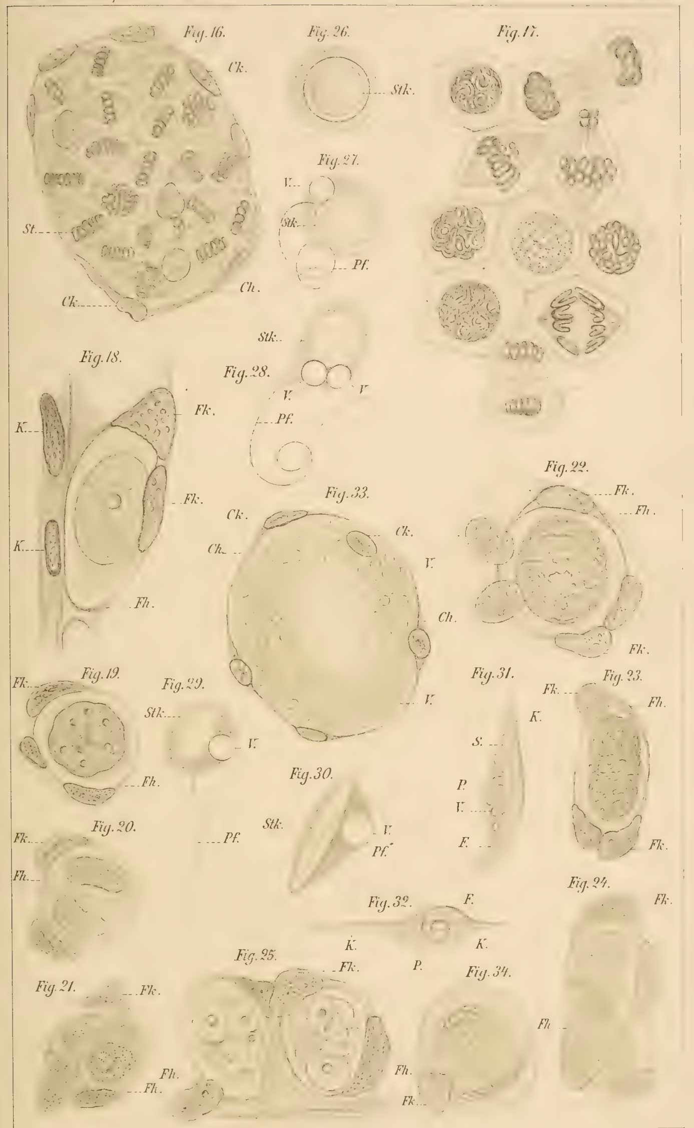
G. Platner gez.

Lith. Anst. v. J. G. Bach, Leipzig.



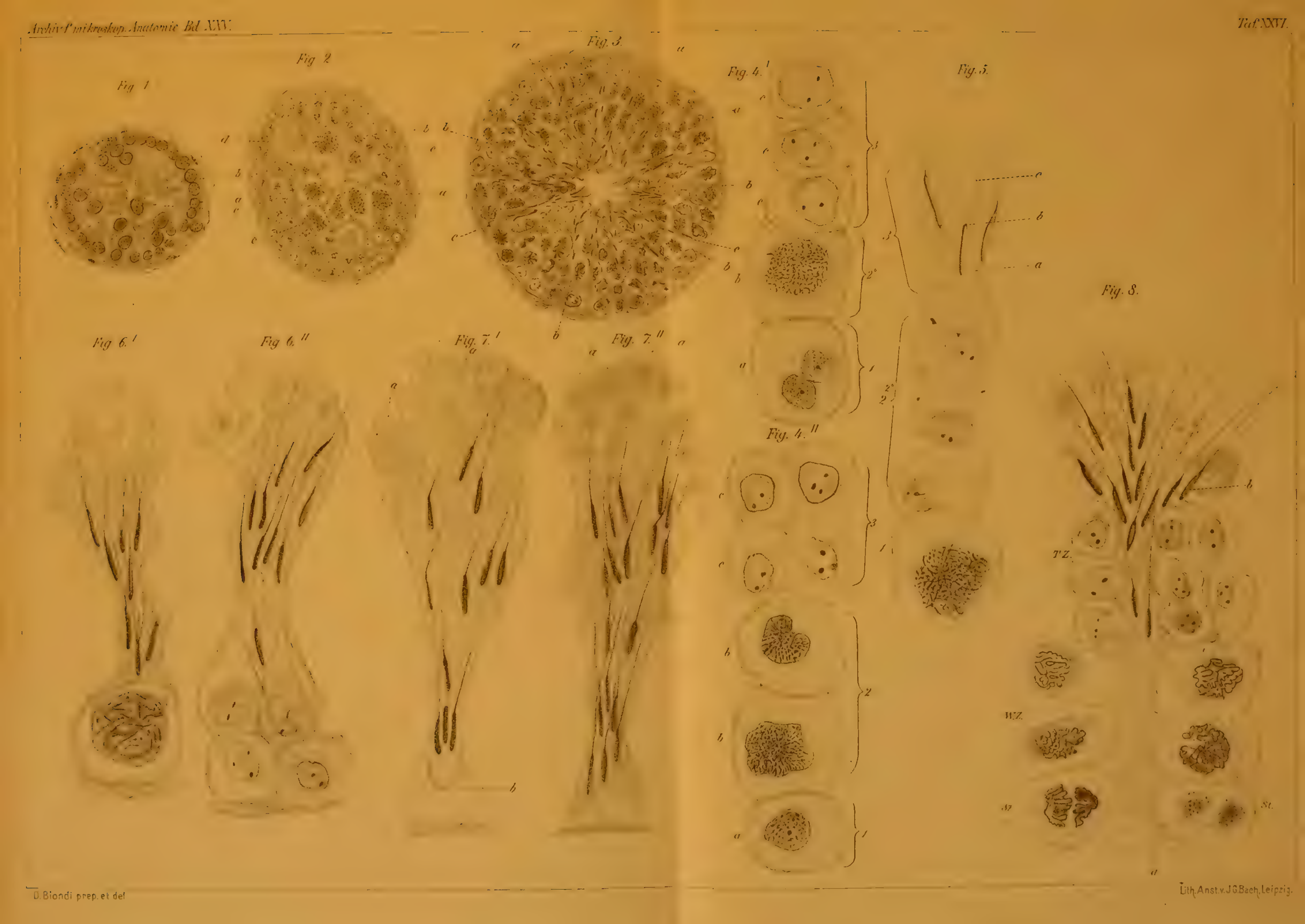
v. la Valette St. George gez.

Lith. Anst. v. J. G. Bach, Leipzig.



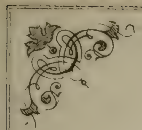
v. la Valette St. George gez.

Lith. Anst. v. J. G. Bach, Leipzig.



D. Biondi prep. et del. Lith. Anst. v. J. G. Bach, Leipzig.

Fig. 9' Fig. 9' Fig. 9" Fig. 10 Fig. 11 Fig. 12 Fig. 13' Fig. 13" Fig. 17 Fig. 14 Fig. 15 Fig. 16 Fig. 18




Archiv

für

Mikroskopische Anatomie

herausgegeben

von

v. la Valette St. George in Bonn

und

W. Waldeyer in Berlin.

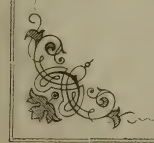
Fortsetzung von Max Schultze's Archiv für mikroskopische Anatomie.

Fünfundzwanzigster Band.

Erstes Heft.

Mit 7 Tafeln und 2 Holzschnitten.

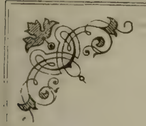
Bonn
Verlag von Max Cohen & Sohn (Fr. Cohen)
1885.




Ausgegeben 22. April 1885.

Inhalt.

Universitäts-Buchdruckerei von Carl Georgi in Bonn.




Archiv

für

Mikroskopische Anatomie

herausgegeben

von

v. la Valette St. George in Bonn

und

W. Waldeyer in Berlin.

Fortsetzung von Max Schultze's Archiv für mikroskopische Anatomie.

Fünfundzwanzigster Band.

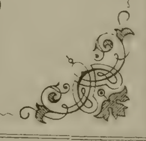
Zweites Heft.

Mit 7 Tafeln.

Bonn

Verlag von Max Cohen & Sohn (Fr. Cohen)

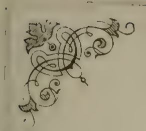
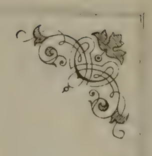
1885.

Ausgegeben 18. Juli 1885.

Inhalt.

Universitäts-Buchdruckerei von Carl Georgi in Bonn.

Archiv

für

Mikroskopische Anatomie

herausgegeben

von

v. la Valette St. George in Bonn

und

W. Waldeyer in Berlin.

Fortsetzung von Max Schultze's Archiv für mikroskopische Anatomie.

Fünfundzwanzigster Band.

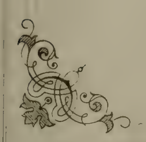
Drittes Heft.

Mit 5 Tafeln.

Bonn

Verlag von Max Cohen & Sohn (Fr. Cohen)

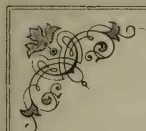
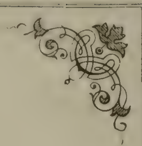
1885.




Ausgegeben 17. August 1885.

Inhalt.

Universitäts-Buchdruckerei von Carl Georgi in Bonn.

Archiv

für

Mikroskopische Anatomie

herausgegeben

von

v. la Valette St. George in Bonn

und

W. Waldeyer in Berlin.

Fortsetzung von Max Schultze's Archiv für mikroskopische Anatomie.

Fünfundzwanzigster Band.

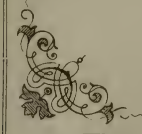
Viertes Heft.

Mit 8 Tafeln und 1 Holzschnitt.

Bonn

Verlag von Max Cohen & Sohn (Fr. Cohen)

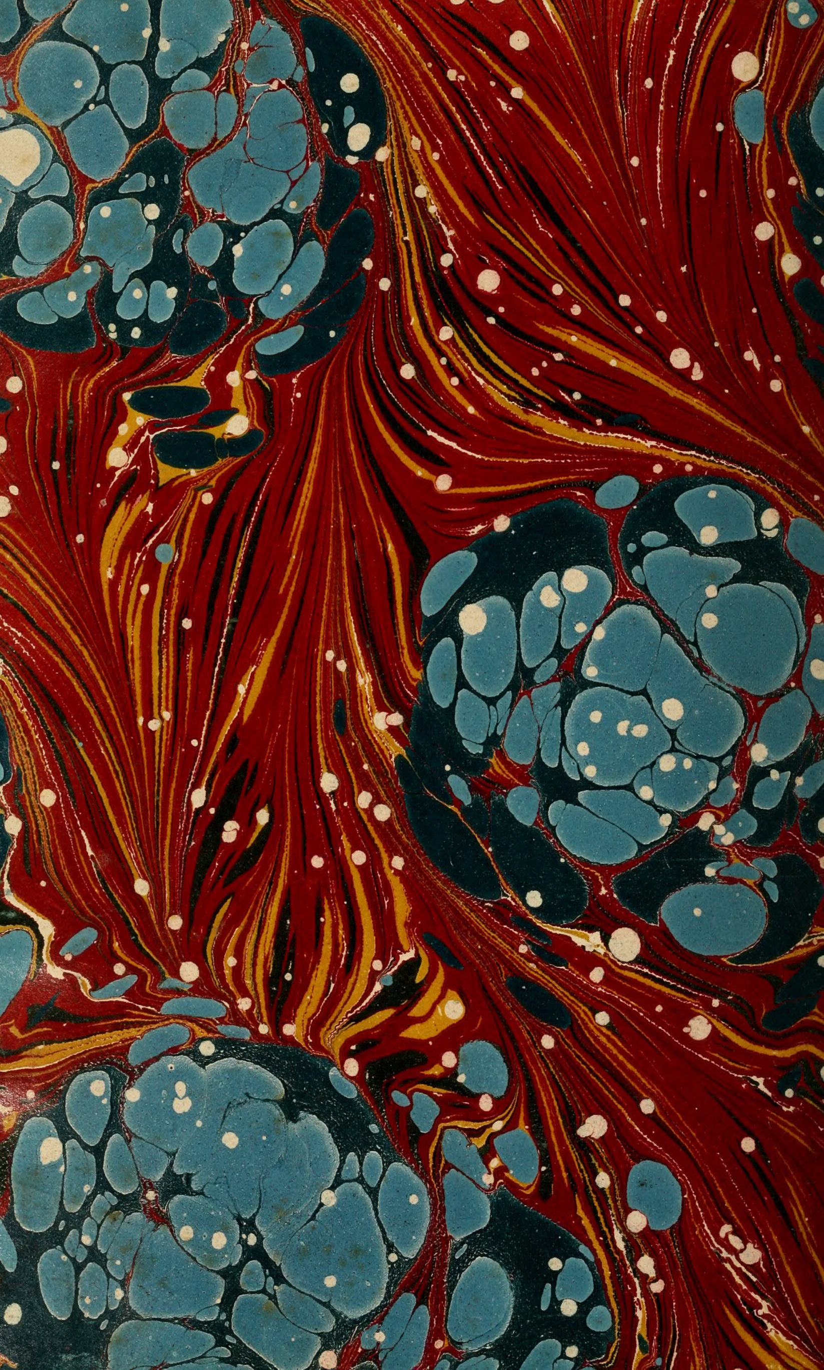
1885.

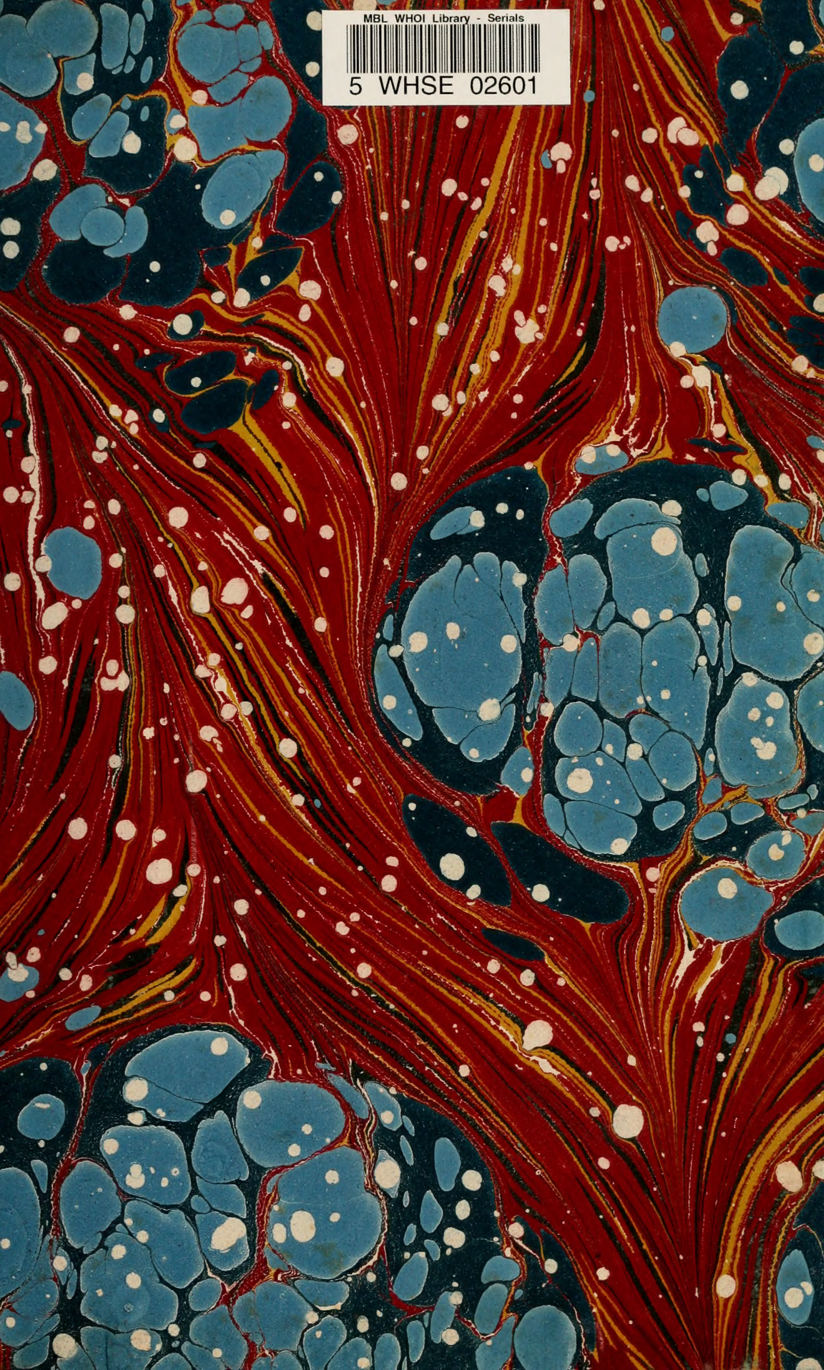



Ausgegeben 12. October 1885.

Inhalt.

Universitäts-Buchdruckerei von Carl Georgi in Bonn.




MBL WHOI Library - Serials
5 WHSE 02601

